

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE MADRID  
ESCUELA POLITÉCNICA SUPERIOR



TRABAJO FIN DE GRADO

Modelos de actividad neuronal transitoria

Autor: Daniel Gutiérrez Navío

Tutor: Pablo Varona Martínez

Julio 2014



# Índice

<b>1</b>	<b>Introducción</b>	<b>1</b>
1.1	Modelos de actividad promedio . . . . .	2
1.2	Dinamica transitoria y actividad secuencial . . . . .	3
1.3	Sistemas caóticos . . . . .	5
1.4	Conectividad entre diferentes sistemas neuronales transitorios . . . . .	5
1.5	Sistemas transitorios en la naturaleza . . . . .	6
1.6	Motivación del estudio . . . . .	8
1.7	Tecnologías usadas . . . . .	9
<b>2</b>	<b>Modelo y métodos de estudio</b>	<b>11</b>
2.1	Modelo simple . . . . .	11
2.2	Dos redes WLC conectadas . . . . .	12
2.3	Tres redes WLC conectadas . . . . .	14
2.4	Métodos de análisis . . . . .	15
<b>3</b>	<b>Resultados</b>	<b>17</b>
3.1	Red simple . . . . .	17
3.2	Acoplamiento entre dos redes WLC. . . . .	23
3.3	Acoplamiento entre tres redes WLC . . . . .	29
<b>4</b>	<b>Discusión</b>	<b>35</b>
4.1	Trabajo futuro . . . . .	36

## Índice de figuras

1	Spike train y actividad promedio . . . . .	2
2	WTA y WLC . . . . .	4
3	Molusco marino Clione y su red gravimétrica. . . . .	7
4	Modelo de red simple. . . . .	11
5	Modelo de dos redes WLC conectadas. . . . .	13
6	Modelo de tres redes WLC conectadas. . . . .	14
7	Actividad de las neuronas de la red simple. . . . .	18
8	Representación tridimensional de las subredes triangulares. . . . .	20
9	Diagrama de activación de la red simple. . . . .	21
10	Actividad de las neuronas del modelo de dos redes conectadas. . . . .	24
11	Diagrama de activación de dos redes conectadas. . . . .	26
12	Zoom sobre la actividad de las neuronas de las dos redes conectadas . . . . .	27
13	Actividad del modelo de las tres redes conectadas . . . . .	30
14	Diagrama de actividad de las tres redes conectadas. . . . .	32
15	Acoplamiento de fase en el modelo de tres redes conectadas. . . . .	33

## Resumen

La mayor parte de la investigación sobre el procesamiento de información en el sistema nervioso, tanto teórica como experimental, describe la actividad neuronal en un régimen estacionario. Sin embargo, experimentos recientes muestran que una gran cantidad del procesamiento en el cerebro puede tener lugar en la dinámica transitoria. En este documento se describe un estudio sobre modelos neuronales de dinámica transitoria y secuencial. Se utilizan modelos de actividad promedio en redes con inhibición asimétrica que son capaces de generar una competición sin ganador entre las neuronas. Mediante un acoplamiento eléctrico moderado entre redes de este tipo se estudia cómo la actividad de neuronas pertenecientes a cada una de las redes es capaz de coordinarse para generar secuencias irregulares pero con bloqueos de fase en su activación. En este trabajo se caracteriza este comportamiento secuencial y se discute su funcionalidad.

**Palabras clave:** neurociencia computacional, actividad secuencial, dinamica neuronal transitoria, sistema dinámico, caos, competición sin ganador.

## Abstract

Most of the investigations about information processing in the nervous system, both theoretical and experimental, describes neural activity in steady states. However, recent experimental works show that a great part of the processing in the brain can be described as transient activity. This document describes an study about neural models of transient and sequential dynamics. It uses rate models on nets with asymmetrical inhibitions, able of generating a winnerless competition between the neurons. Throught a moderate electrical coupling between several nets, it is studied how the neural activity of each one can be coordinated for generating irregular sequences but with activation phase locks. This work characterizes this sequential behaviour, and it discusses its functionality.

**Keywords:** computational neuroscience, sequential activity, transient neural dynamics, dynamical system, chaos, neural network, winnerless competition.

# 1 Introducción

I like nonsense; it wakes up the brain cells.  
Dr. Seuss

La Neurociencia Computacional es una disciplina relativamente joven (el término data de 1985 , y surge para englobar lo que antes era conocido como ciencia neuronal, redes neuronales, o modelado neuronal). Es una ciencia interdisciplinar, que relaciona básicamente neurociencia, neurofisiología, neuroanatomía, ingeniería eléctrica, ciencias de computación, física y matemáticas, cuyo objetivo es estudiar el sistema nervioso desde el punto de vista de la funcionalidad y del procesamiento de información, utilizando datos obtenidos en experimentos de laboratorio de neurofisiología y neuroanatomía, para elaborar distintos modelos de sistemas neuronales Trappenberg 2002, Chapter 1.

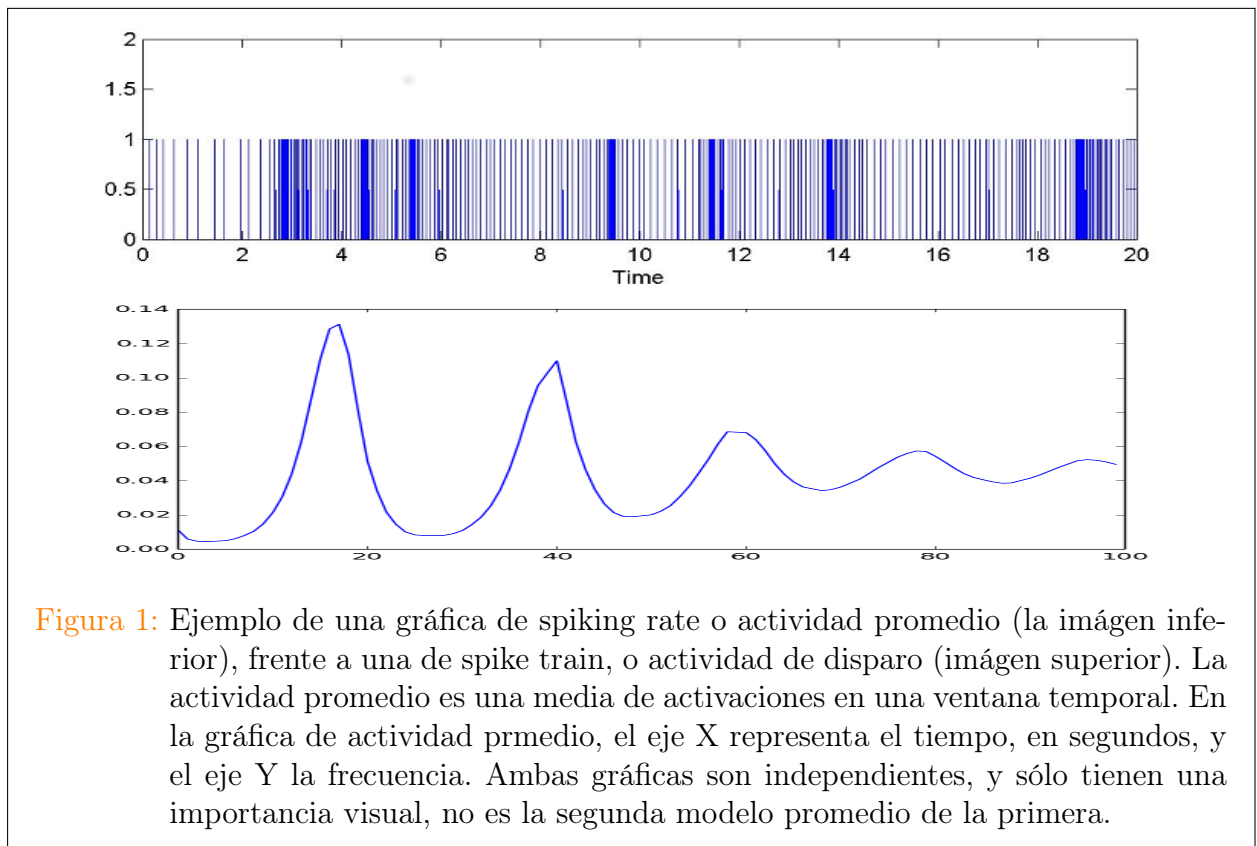
Estos modelos de simulación buscan replicar y explicar los procesos de adquisición, codificación y procesamiento de la información. Esto permite comprender el cerebro y sistemas neuronales, y con ello poder comprender aspectos relacionados con ciertas enfermedades en que se afecta el procesamiento de información, tales como el trastorno obsesivo-compulsivo o la epilepsia. También podría permitir el desarrollo de métodos de computación bio-inspirada, cuyos paradigmas son usados ampliamente en robótica, inteligencia artificial y bioingeniería.

La codificación neuronal es una de las bases de la neurociencia computacional. Su objetivo es caracterizar la respuesta de las neuronas a distintos estímulos, y para ello se miden aspectos como la forma y tasa de disparo y finalmente medir características como:

- Tasa de disparo: principal elemento de estudio en los esquemas tradicionales de codificación neuronal. Se define como el número de activaciones en la ventana de tiempo estudiada. Esta medida contiene mucha información importante, usándose en gran medida para medición de actividad en neuronas corticales o musculares (Rieke et al. 1997, Chapter 2.1), debido a la gran cantidad de información que contiene, pese a ser vulnerable a ruido.
- Temporalidad precisa de los disparos: algunas neuronas son capaces de producir estructuras temporales precisas, cuya temporalidad se cree relacionada con la codificación de sus estímulos Misha Rabinovich et al. 2008.

En muchas ocasiones, lo que busca la neurociencia computacional no es la actividad de una neurona en particular, sino de una población de estas. En ese caso, buscamos respuestas colectivas a las señales. Esto puede ser mediante un desplazamiento de la actividad de distintas neuronas hacia un atractor (Rieke et al. 1997, Chapter 5), o una actividad que cumpla ciertos parámetros comunes.

Esta última será el objetivo de nuestro estudio, donde se ha realizado un análisis de la actividad promedio de las distintas neuronas de la red experimental, con el objetivo de buscar una posible forma de codificación de información entre distintas redes capaces de generar actividad secuencial interconectadas.



## 1.1 Modelos de actividad promedio

Desde el principio de la Neurociencia Computacional, se han descrito los fenómenos de procesamiento neuronal como modelos basados en una dinámica de atractores estables (Hopfield 2007). Este paradigma tiene ventajas respecto otras dinámicas, entre las que destacan su simplicidad, y la existencia de un formalismo matemático para describir de manera sencilla el sistema.

Sin embargo, el llegar a un equilibrio en este tipo de sistemas lleva un tiempo considerable, y en el sistema nervioso existen diversos fenómenos, que, debido a su velocidad, no permiten la posible llegada a un estado con el equilibrio necesario por los sistemas de atractores clásicos, principalmente basados en puntos fijos o ciclos límite (M. I. Rabinovich y Varona 2011, V. Afraimovich et al. 2008). Desde el punto de vista de mecánica de atractores, lo importante es el estado final que se alcanza, no la trayectoria seguida.

En la naturaleza, existen muchas funcionalidades que parecen regidas por una dinámica secuencial y transitoria, tales como la codificación sensorial, ejecución motora, coordinación de información, toma de decisiones y memoria de trabajo, o working memory (WM), entre otros. Para estudiar estos fenómenos, se ha desarrollado en los últimos años una teoría complementaria que tiene en cuenta los estados intermedios transitorios para el procesamiento y codificación de la información (M. I. Rabinovich, V. S. Afraimovich et al. 2012). Para estudiar

este tipo de sistemas en nuestro trabajo, usaremos un modelo de actividad promedio. Los modelos de actividad promedio, no estudian la actividad instantánea en cada momento de las neuronas, debido a su mayor complejidad, que no es necesaria para este tipo de modelos. Estos modelos consideran en cada unidad de tiempo, su actividad media (Trappenberg 2002, Chapter 3.4).

La figura 1 muestra los dos modelos a los que nos referimos (modelo de actividad promedio y modelo tradicional de disparo). En ella podemos comprobar que el modelo de actividad promedio nos aporta menor información que el modelo tradicional de disparo, pero siendo éste primero más fácil de entender, al mostrar la variación en actividad de una forma más directa.

Un ejemplo de transformación de actividad de disparo a promedio es, usando una ventana temporal rectangular, con un tamaño  $\Delta t$ , y una actividad de disparo definida por la función  $\delta(t)$ , es:

$$v(t) = \frac{1}{\Delta t} \int_{t-\Delta/2}^{t+\Delta/2} \delta(t' - t^f) dt'$$

## 1.2 Dinamica transitoria y actividad secuencial

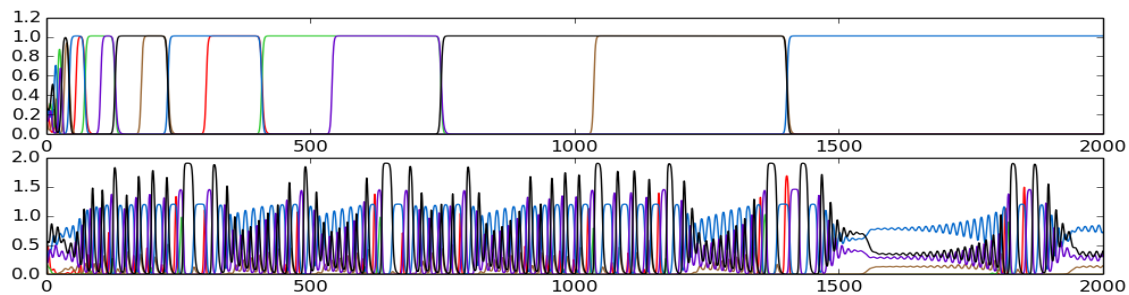
La dinámica intrínseca de los sistemas neuronales produce patrones de disparo en las distintas neuronas, siendo un patrón de disparo las secuencias de potenciales de acción en un tiempo, que se modulan por estímulos externos, la cuál, en sistemas biológicos, es enviada a centros de procesamiento superiores. Ésta dinámica es secuencial y transitoria, como se ha explicado anteriormente.

Observaciones experimentales en el sistema olfativo de langostas (Stopfer et al. 2003), peces cebra (Friedrich y Laurent 2001), y demás animales, demuestran patrones de actividad transitoria reproducible en sus principales neuronas debido a una actividad provocada por estímulos olfativos. El estímulo producido por el olor produce sucesiones espacio-temporales de estados, o trayectorias, correspondiendo a una identidad de olor, y su concentración. Los resultados de estos experimentos muestran unas dinámicas de conmutación dependientes del estímulo, basadas en un principio de competición sin ganador (WLC).

Definimos principio de competición sin ganador, para sistemas transitorios no autónomos que reciben estímulo externo y muestran un cambio secuencial entre ganadores, sean neuronas o conjuntos de éstas, como la mecánica producida para transformar las entradas o estímulos, en salidas espaciotemporales, basadas en dinámicas alternantes dentro de la red neuronal, en la que actividad va alternando entre los distintos componentes de la red (M. I. Rabinovich y Varona 2011).

Esta dinámica describe la coordinación entre elementos individuales, que interaccionan entre ellos. Esta coordinación, producida por el intercambio de información entre elementos dentro y fuera de cada red, es necesaria para llevar a cabo la tarea de procesamiento de información que implementa





**Figura 2:** Ejemplo de los dos tipos de dinámicas contrapuestas. La figura de arriba representa activaciones de una serie de neuronas siguiendo un patrón Winner Take All. Se puede observar que siempre gana una, y las demás están en silencio mientras (pese a parecer tener una mecánica secuencial, al final converge en la activación de esa neurona). La figura de abajo representa WinnerLess Competition, y se puede comprobar, como se realiza un rápido cambio entre ganadores, estando mejor repartido el tiempo activo de las neuronas.

Existen dos contraindicaciones a la hora de utilizar un formalismo teórico para describir la actividad neuronal transitoria. La primera, es que un sistema transitorio es inherentemente inestable, y, por lo tanto, depende en gran medida del estado inicial del sistema y, por lo que no puede ser reproducido a partir de condiciones iniciales arbitrarias, o no exactas. Segundo: la robustez deseada en esta dinámica evita sensibilidad a perturbaciones de la información, puesto que, si siendo un sistema inestable es reproducible a pesar del ruido, ¿cómo puede ser sensitivo a cambios de información?

Una forma de superar estas dos limitaciones, sería mediante una descripción mediante una propuesta de los sistemas dinámicos no lineales, usando un formalismo de la actividad secuencial y transitoria, que propone la imagen matemática de la dinámica transitoria como un canal heteroclínico estable, es decir, una secuencia de estados metaestables sucesivos (M. I. Rabinovich, Huerta et al. 2008).

## Canal Heteroclínico Estable

Una primera definición de un canal heteroclínico estable, sería un entorno, compuesto de las trayectorias que viajan de los alrededores de un punto de ensilladura del sistema, a otro: una colección finita de estados metaestables ordenados. En nuestro caso, esta actividad resulta en una alternancia secuencial entre distintas neuronas o modos de actividad neuronal (M Rabinovich et al. 2001).

Al estar en un canal heteroclínico formado por diversos puntos de ensilladura, la actividad irá trasladándose de punto a punto, de manera que, si el estímulo cambia, el sistema cambiará para adaptarse al nuevo estímulo. Mediante este sistema de cambio de atractores, se pueden memorizar distinta información en el sistema dinámico (M Rabinovich et al. 2001), con una capacidad máxima de  $C$ , siendo este valor muy superior a la capacidad de un sistema

neuronal tradicional basada en atractores, siendo la capacidad,  $C$ :

$$C < \frac{N}{3} \left( 1 - \frac{1}{e(N-2)!} \right)$$

Esta dinámica basada en canales heroclínicos estables, implementa el principio ya mencionado de competición sin ganador. Esta competición en los sistemas neuronales puede resultar de la presencia de conexiones inhibitorias asimétricas as entre grupos de neuronas (Mikhail Rabinovich et al. 2006).

### 1.3 Sistemas caóticos

Definimos caos como un sistema que cumple estas tres características (Howell 1990):

1. Tiene que ser sensitivo a las condiciones iniciales.
2. Tiene que tener orbitas densas periódicas.
3. Tiene que ser una mezcla topológica.

Un sistema caótico, por lo tanto, tiene una gran dependencia del valor inicial, y, por lo tanto, dos órbitas que se encuentren cerca, tenderán a alejarse rápidamente.

Una medida de este tipo de sistemas, son los exponentes de Lyapunov. Estos exponentes son una cantidad que caracteriza la separación entre trayectorias infinitesimalmente cercanas.

Dos trayectorias en un estado de fase con una separación inicial de valor  $\delta\mathbf{Z}_0$  divergen a un ratio dado por la expresión:

$$|\delta\mathbf{Z}(t)| \approx e^{\lambda t} |\delta\mathbf{Z}_0|$$

Siendo  $\lambda$  el exponente de Lyapunov del sistema.

El análisis de los exponentes de Lyapunov de un sistema dinámico, nos da una medida del ratio de entropía, y, por lo tanto, la dependencia del sistema a las condiciones iniciales. Unos exponentes de Lyapunov de 0 o negativos, indican una relación fuerte con el estado inicial, y una dependencia directa de éste. Sin embargo, un exponente positivo, indica la existencia de actividad caótica.

Este tipo de dinámicas son muy interesantes en la neurociencia computacional. Esto es debido a la gran cantidad de información que se obtiene en el estudio de un espectro caótico. Mientras que en órbitas fijas, la cantidad de información es muy limitada por la topología de la órbita, en un sistema caótico, el espectro recorrido por la órbita es muy variable dentro del espacio denso.

### 1.4 Conectividad entre diferentes sistemas neuronales transitorios

En el cerebro, se observan interconexiones entre distintas regiones y sistemas neuronales diferentes. Cuando lanzamos una pelota de baloncesto, intentando encestar en la canas-

ta, distintas partes de nuestro cerebro colaboran al realizar el movimiento, coordinando el movimiento del brazo, así como la memoria activa. Otra metáfora adecuada, sería cuando tomamos un vaso de vino, y lo apreciamos, colaboran distintos sentidos al realizar la degustación (M. I. Rabinovich y Varona 2011).

La transformación sensorio-motora se puede estudiar en detalle en organismos sencillos, como es el caso del molusco *Clione limicina*. Estudios electrofisiológicos han demostrado que en el clione sus sistemas de estatocistos están conectados mediante conexiones eléctricas (pese a no saberse la fuerza de éstas conexiones) (Panchin et al. 1995). Este órgano gravimétrico informa al sistema nervioso de la posición del cuerpo del animal, y también participa en la generación de un complejo programa motor de búsqueda aleatoria durante el comportamiento de caza (Levi et al. 2004, Levi et al. 2005).

Una sucesión de estados metaestables puede ser robusta, tal como se ha mencionado cuando se ha descrito el concepto de canal heteroclínico estable.

Los estados metaestables pueden surgir de la competición sin ganador en redes inhibitorias con conexión asimétrica (Mikhail Rabinovich et al. 2006). Este tipo de dinámica se puede estudiar con redes de un número reducido de neuronas que presenta el tipo de conectividad mencionado anteriormente, dado que el sistema aumenta en complejidad muy rápidamente de acuerdo a su dimensión.

## 1.5 Sistemas transitorios en la naturaleza

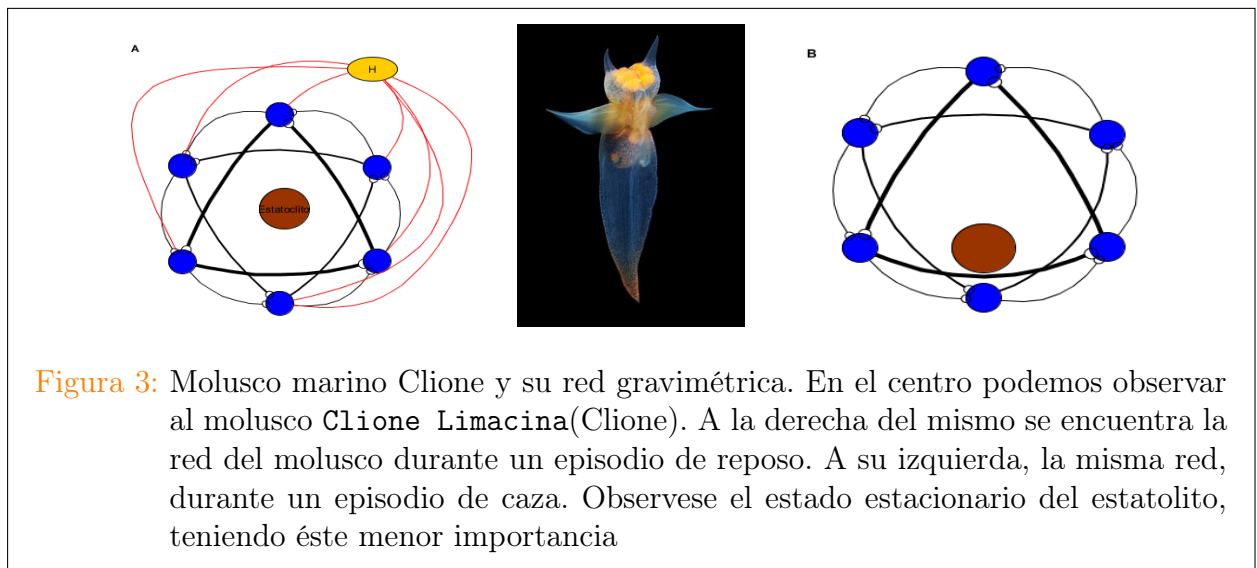
La dinámica transitoria tiene una importancia notable en los sistemas corticales, así como en los sistemas motores y en el sistema nervioso central, entre otros campos. A continuación se explican ejemplos que remarcen la importancia de este tipo de dinámica en sistemas biológicos reales.

### Memoria de trabajo

La memoria de trabajo (Working Memory, WM), es la memoria transitoria de corto plazo. Esta capacidad es responsable de acciones como acordarse de los artículos que comprar en el supermercado, o recordar una serie de matrículas que hemos visto en un accidente. Esta capacidad está muy limitada, y el número de artículos que podemos acordarnos de comprar sin que se nos olvide ninguno, no suele ser muy grande.

La memoria de trabajo surge por la interacción entre dos partes del cerebro: el cortex prefrontal dorsolateral, y el cortex posterior parietal. El cortex prefrontal dorsolateral, ha sido propuesto como el principal elemento que mantiene la memoria de trabajo. Sin embargo, estudios más actuales (Mcnab y Tegner 2009), involucran el uso de el cortex prefrontal para aumentar la capacidad de el cortex posterior parietal. Esta interacción es provocada por la inhibición lateral entre ambas partes, que limitan de ésta manera la capacidad máxima de elementos en la memoria activa a entre 2 y 7 elementos.

El procesamiento de información relativo a la memoria de trabajo puede ser representado



como un flujo continuo de "fase líquida"(Natschläger et al. 2002), en el que cada elemento nuevo que se añade a la memoria, excita la red con la información relativa al nuevo elemento, en un tiempo discreto. De esa manera, todos los elementos en la red, están conectados inhibitoriamente, y forman una red. Esta dinámica cooperativa, puede estar basada en un principio de competición sin ganador, y de esa manera explica el hecho de poder recordar elementos en el orden correcto (M. I. Rabinovich y Varona 2011).

Siendo esta la posible explicación de la memoria de trabajo, la variación en elementos máximos recordados por cada persona, puede ser explicada por diferencias en la calidad de la conexión entre los dos elementos que forman la memoria de trabajo, o bien en la calidad de elementos guardados en esta, suponiendo igualdad de calidad, que cierta gente es capaz de usarla de manera más eficiente.

## Clione

El animal marino clione (**Clione limacina**), también conocido popularmente como "ángel marino", es un molusco que no dispone de un sistema visual (Varona et al. 2002). Se le puede ver en la imagen del centro en la figura 3. Dispone de un sistema gravimétrico, que le permite controlar su posición, con la cabeza hacia arriba. Esto lo consigue mediante una red sensorial formada por 6 neuronas, y una piedra o estatolito, que mediante la gravedad, se sitúa sobre una de las neuronas, provocando que así pueda determinar su posición.

Sin embargo, pese a ser ciego, el clione es un depredador, que tiene una única presa: el molusco **Limacina helicina**. En presencia de éste molusco, el clione entra en un comportamiento, llamado de caza, en el que nada de forma errática, para cazar a su presa (Varona et al. 2002).

Este cambio de comportamiento, se consigue mediante un estímulo al sistema gravimétrico provocado por una neurona especializada, llamada neurona de caza, la cuál solo se activa en presencia de su presa.

Debido a la simplicidad de su sistema nervioso, el Clione es un ejemplo muy bueno del

que estudiar esta dinámica, y su relación con el sistema motoro, dado que en sistemas más complejos, el sistema de medición de esta dinámica es prácticamente imposible de conseguir.

La red neuronal del sistema gravimétrico del clione está formada por 6 neuronas, cada una simbolizando una dirección, conectadas entre sí mediante conexiones inhibitorias. A su vez, éstas reciben excitación de la neurona de caza. En el interior del órgano gravimétrico, existe un pequeño peso, o piedra, llamado estatolito, que actúa excitando a las neuronas del órgano gravimétrico en función de la posición del animal.

En un comportamiento de reposo, el estatocisto reposa sobre una neurona, estimulándola, y, por lo tanto, provocando un comportamiento estable, fruto de la dinámica winner-take-all, o WTA (figura 3, imagen de la derecha). Cuando recibe el impulso de caza, el estatolito deja de cobrar importancia, y lo que rige el comportamiento nuevo es el estímulo recibido. Esto provoca una actividad secuencial entre diferentes neuronas, que no se rige por un modelo de atractores tradicional (figura 3, imagen de la izquierda).

### **Actividad secuencial en el sistema nervioso**

Tradicionalmente, la variabilidad de la actividad en el córtex anterior a la generación de una respuesta definitiva, ha sido vista como ruido. Sin embargo, si se examina la actividad que existe anterior a esta respuesta, puede observarse como existen ciertos estados, formados por secuencias de actividades similares, y la señal viaja entre esos estados, hasta alcanzar un equilibrio, y estabilizarse como la respuesta esperada (Jones et al. 2007).

El estudio discutido en Jones et al. 2007, consiste en analizar la respuesta del córtex gustatorio de una población de 4 ratas, mediante la implantación de 32 electrodos. El estudio de la reacción de las neuronas analizadas a unos estímulos, demuestra una semejanza entre las actividades de las neuronas, en cuanto a que estas, pese a llegar en diferentes etapas temporales, acaban llegando a ciertos estados.

La información codificada de ésta manera, se cree que no es relativa a el olor sentido, sino parte de un proceso de transformación de estímulo entrante, en la respuesta motora correspondiente, mediante la comunicación entre diferentes regiones del cerebro con el cortex gustativo, llegando así a una convergencia.

Se pueden identificar esos estados como estados metaestables, en cuyo caso, la actividad que sigue el córtex gustatorio ante el estímulo, es una actividad transitoria, tras la que llega a un equilibrio, al centrarse en un atractor. En otros experimentos en vertebrados, se observa también este tipo de actividad transitoria y secuencial (M. I. Rabinovich y Varona 2011).

## **1.6 Motivación del estudio**

La dinámica transitoria, explica muchos comportamientos del sistema nervioso, que han sido obviados hasta ahora. En este proyecto, se propone un modelo de red de neuronas, con el que estudiar características de este tipo de dinámica, en redes con un grado creciente de complejidad.

Para ello, se estudiará la actividad de un modelo que rige su actividad por una dinámica

transitoria, formado por la unión de distintas redes. Se tratará de demostrar que existe gran riqueza de información en este tipo de dinámicas y que, aumentando la cantidad de redes y, por lo tanto, el número de componentes que participan en negociación de información, se enriqueza en gran medida la cantidad de información máxima que se puede codificar.

Usando las redes de complejidad creciente, se mostrará la distinta actividad transitoria secuencial generada dentro de la red, mediante la comunicación entre las neuronas provocada por las conexiones inhibitorias asimétricas dentro de las mismas, y una comunicación producida por uniones eléctricas moderadas entre las distintas redes partes del sistema. El estudio tratará de caracterizar esta información, así como de mostrar y generalizar el proceso de comunicación entre redes mediante conexiones eléctricas moderadas.

Primeramente, se presentarán los modelos y métodos de análisis que se usarán para caracterizar la susodicha información. A continuación, se presentarán, en orden creciente de complejidad, los resultados de la experimentación con los distintos modelos, realizando por último, una breve discusión sobre los resultados obtenidos, así como unas propuestas de trabajo futuro y posibles aplicaciones.

Este estudio partirá de dos estudios previos, un primero sobre la actividad caótica dentro del sistema galvamétrico de el clione (Varona et al. 2002), y un segundo sobre la interconexión de este tipo de sistemas simples mediante conexiones eléctricas (Venaille et al. 2005). En este último, se unen dos sistemas y se demuestra que muestran actividad conjunta. Se propone partiendo de ello, generalizar este método, de 2 a  $N+1$ , y además cuantificar y detectar la actividad conjunta y secuencias que contiene el sistema, es decir, ver la codificación de información dentro de éste sistema.

El objetivo de este será pretende obtener mayor comprensión de la dinámica que establecen diferentes redes que se rigen por un sistema dinámico transitorio, siguiendo un comportamiento de WLC. De esa manera, se podrá usar este conocimiento para la generación de secuencias complejas, útil en distintos campos, tanto biomédicos, como electrónicos y mecánicos.

## 1.7 Tecnologías usadas

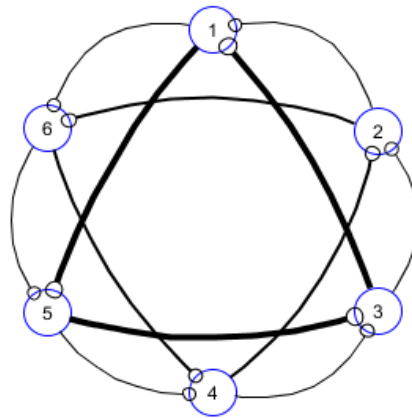
Las tecnologías usadas en este estudio han sido elegidas con el propósito de generar el modelo, así como para realizar mediciones y análisis de la actividad generada en él.

El código ha sido mayoritariamente realizado en `Python`, debido a la potencia de el módulo matemático `numpy`, y la simplicidad del manejo de gráficas de `matplotlib`. Además, debido a que se ha realizado un estudio de manera escalable, debido al alto nivel del lenguaje, ha sido el elegido por la escalabilidad y modularidad que provee.

Todas las gráficas creadas han sido realizadas por un módulo gráfico creado específicamente para éste estudio, codificado en `Python`, usando el framework `matplotlib`.

El código para calcular los exponentes de Lyapunov ha sido adaptado de un código en C, y adaptado para el cálculo de éstos exponentes en el modelo utilizado.

Para el estudio, se han realizado diversos análisis, los cuáles serán detallados en la sección de 'Métodos de estudio', dentro del siguiente capítulo. Para la mayoría de ellos, se ha empleado como herramienta y lenguaje de apoyo, Matlab.



**Figura 4:** Modelo de red simple. Como se puede observar, está basado en la red formada por la red sensorial del sistema gravimétrico del Clione. Las conexiones que están con un trazo más grueso, son las de mayor valor.

## 2 Modelo y métodos de estudio

En este capítulo procederemos a describir los modelos que se estudiarán, así como qué queremos conseguir con ellos.

Expondremos los modelos de forma incremental, empezando por la unidad de red simple en la que está basado el sistema neuronal objetivo de este estudio. A continuación de ese modelo se expondrá el modelo resultante de la unión eléctrica de dos redes como la explicada. Por último, se explicará el modelo más de mayor complejidad, y verdadero objetivo de este estudio, formado por una conexión de tres redes.

Para finalizar, se expondrá lo que se quiere conseguir con este estudio, y cómo se va a realizar, para dar paso a los resultados de los experimentos.

### 2.1 Modelo simple

El primero modelo que desarrollaremos será el modelo de una red simple, capaz de generar actividad secuencial transitoria.

En el capítulo anterior se explicó el comportamiento del molusco marino *Clione limacina*, y la estructura de su sistema gravimétrico. Nuestro modelo estará inspirado en esa red, y tratará de emular el comportamiento del sistema nervioso de este molusco.

La ecuación que se usará para describir la actividad de la red será una ecuación de tipo Lokta-Volterra (Varona et al. 2002), que simplificará el modelo, eliminando la información relativa al modelo de disparo de actividad promedio tradicional, debido a que sólo queremos



capturar éste tipo de actividad sin importarnos nada más (M Rabinovich et al. 2001). Se muestra a continuación la ecuación que define el sistema:

$$a_i = a_i(\delta(H, S) - \sum_{j=1} \rho_{ij} a_j + H_i(t)) + S_i(t)$$

Donde  $a$  representa la actividad promedio de las neuronas, representados de forma matricial,  $\delta(H, S) = -1$ ,  $H_i(t)$  es la influencia de la neurona de caza, y  $S_i(t) = 0$ , para este caso.

Para simular el comportamiento de esta red, se ha usado los siguientes pesos entre neuronas:

$$\begin{aligned} \rho_{1,3} &= \rho_{3,5} = \rho_{5,1} = 5, \\ \rho_{4,6} &= \rho_{2,4} = \rho_{6,2} = 2, \\ \rho_{1,6} &= \rho_{2,1} = \rho_{3,2} = \rho_{4,3} = \rho_{5,4} = \rho_{6,5} = 1,5, \\ \rho_{1,1} &= \rho_{2,2} = \rho_{3,3} = \rho_{4,4} = \rho_{5,5} = \rho_{6,6} = 1 \end{aligned}$$

Los valores  $\rho_{i,j}$ , reflejan la conexión inhibitoria asimétrica de este sistema, mostrandose una mayor fuerza inhibitoria en el triángulo formado por las neuronas 1-3-5, y una menor en el formado por las neuronas 2-4-6.

Estos pesos han sido elegidos, suponiendo tres conexiones fuertes, tres moderadas, y el resto débiles, en forma triangular, de manera que entre dos neuronas, solo hay una conexión. De esta manera aseguramos que sea una actividad secuencial y con una dinámica de competición sin ganador.

Se realizará una evolución temporal de la actividad de red en intervalos pequeños, utilizando el método arriba mencionado para resolver numéricamente la ecuación propuesta.

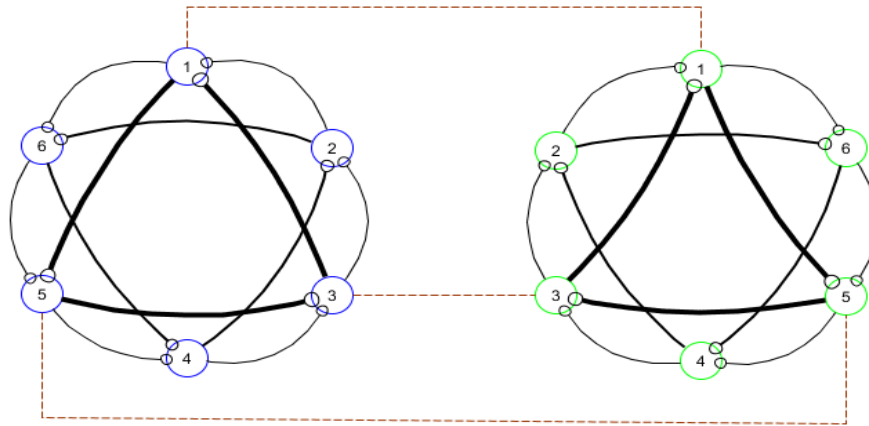
## 2.2 Dos redes WLC conectadas

El modelo que usaremos será similar al anterior, solo que las neuronas con conexiones se comportarán de la manera descrita en la siguiente ecuación de Lokta-Volterra (Vensille et al., 2005):

$$a_i = a_i(\delta(H, S) - \sum_{j=1} \rho_{ij} a_j + H_i(t)) - g_i(a_i - b_i)$$

Consideramos  $g_i$  como el valor de conductancia de la resistencia en el circuito eléctrico, así como  $b_i$  el valor de la neurona a la que está conectada.

Este modelo supone, además de lo anterior, una conexión con otro sistema de similares características. Esta conexión simboliza la información compartida entre ambas redes por su acoplamiento difusivo.

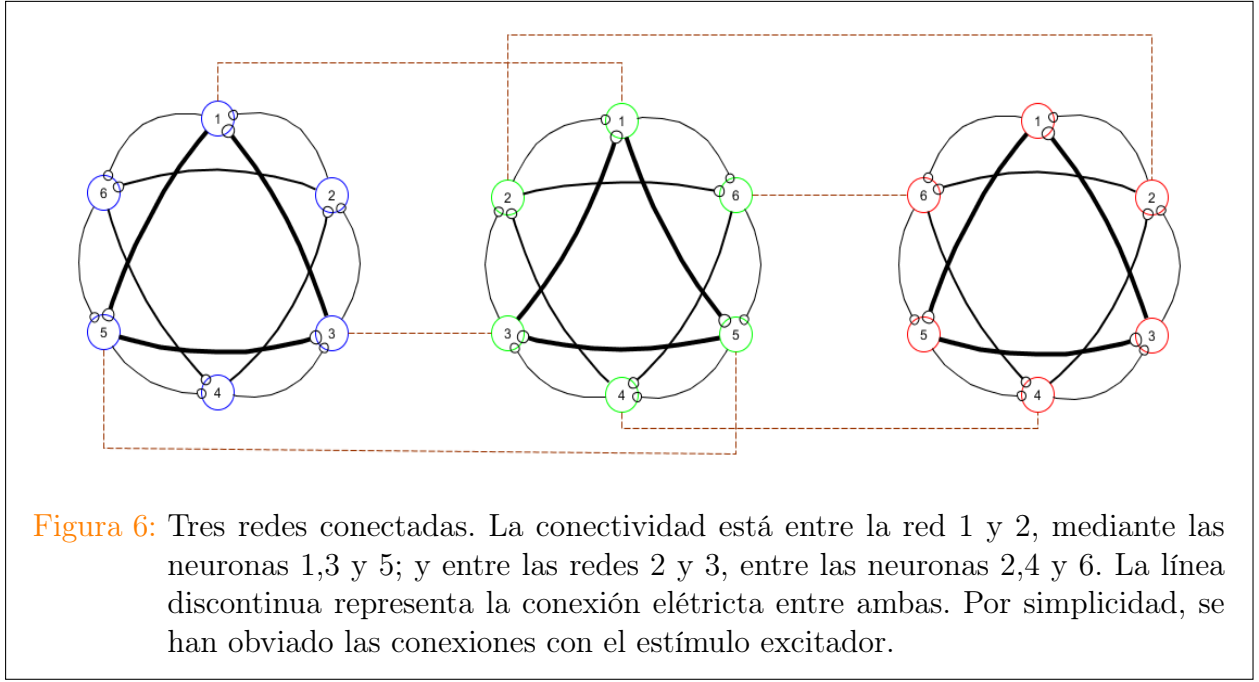


**Figura 5:** Dos redes conectadas. Se aprecia que las redes son iguales, y que están conectadas por las neuronas 1,3 y 5. La línea discontinua representa la conexión eléctrica entre ambas. Por simplicidad y claridad, se han obviado las conexiones con el estímulo externo excitador, pese a ser parte del modelo.

Mediante una conexión eléctrica débil, es decir, con una resistencia baja, se logra un cierto grado de similitud entre las dos redes neuronales. Este es el objetivo de realizar este tipo de conexiones, y lo que enriquece el modelo simple ya expuesto, de manera que pueda codificar información más compleja.

Además, cuántas más neuronas estén interconectadas de las dos redes, mayor es el grado de sincronización entre las dos redes, llegando solo a una similitud total entre todas las neuronas, por la interconexión de las 6 neuronas entre sus semejantes de la otra red.

La fuerza de las conexiones es un factor importante, dado que cuanto más fuertes sean, menos actividad caótica tendrán, siendo esto representado en unos exponentes de Lyapunov más bajos, hasta el punto de acabar siendo simplemente secuencial, y, por lo tanto, dejar de ser interesante (Venaille et al. 2005).



## 2.3 Tres redes WLC conectadas

Este es el modelo final del que se realizará el estudio. Mediante la adición al modelo anterior de otra red, conectada a la segunda, con las neuronas que quedan libres de conexión con la primera, para así no condicionar de manera directa la primera red.

En la figura 9, se puede ver una representación de la red que estudiaremos. La conexión entre las redes, es, de nuevo, una conexión eléctrica que une de forma bidireccional dos neuronas.

Como se puede ver, las redes 1 y 3 no están directamente conectadas entre sí. Eso hará que la influencia que tengan entre sí, sea indirecta y condicionada a la actividad de la red 2 y, por lo tanto, en caso de que haya actividad secuencial entre ellas, se podrá comprobar que existe una coordinación entre las actividades caóticas de las redes, codificando de esa manera información en su actividad secuencial cooperativa.

En la introducción se mencionó que es interesante que la actividad transitoria siga, en cada ciclo, patrones coordinados, y eso es lo que tenemos que buscar: actividad secuencial con elementos de coordinación, al igual que se ha observa en la conexión de dos sistemas.

La ecuación que rige el modelo sigue siendo la misma que en el modelo anterior, es decir:

$$a_i = a_i(\delta(H, S) - \sum_{j=1} \rho_{ij} a_j + H_i(t)) - g_i(a_i - b_i)$$

El cuál, además de la influencia directa, tendrá entre las dos redes no interconectadas una influencia, a través de la red intermediaria (red 2) que permitirá modular su actividad en cierta medida.

A continuación se procederá a describir los métodos que se usarán para realizar mediciones sobre el modelo.

## 2.4 Métodos de análisis

El modelo explicado será integrado numéricamente mediante el método de Runge-Kutta de paso fijo de 0,025. Esto es debido a que de esa manera obtenemos buena precisión, y muchas menos evaluaciones que mediante el método de Euler (Ziegel et al. 1987, Chapter 16).

Para examinar el modelo descrito, usaremos distintos métodos de medición, unos ya existentes, y otro desarrollado para medir el objetivo del estudio. Los puntos que se observarán en los resultados, o las mediciones que se usarán, serán las expuestas a continuación.

### Ventanas de fase

La actividad de las neuronas es altamente irregular, y de hecho caótica con al menos dos exponentes de Lyapunov positivos (Varona et al. 2002).

Para intentar buscar elementos de coordinación, realizaremos un análisis de las activaciones entre neuronas.

Definimos momento activo de una neurona, como momento en que la actividad de una neurona supera un umbral de activación. El umbral de activación que emplearemos por defecto será de 0,03.

Examinando la activación de las distintas neuronas de las redes, intentaremos buscar una codificación en secuencias. Esto es, un código de activaciones (por ejemplo, neurona 1, 3 y 6 a la vez), del que examinaremos su robustez. De esta manera, podemos observar la información contenida dentro de la actividad caótica de el sistema.

Debido a que la actividad es secuencial, y las conexiones inhibitorias, es muy difícil encontrar actividad simultánea entre distintas neuronas. Por lo tanto, trataremos de ampliar la búsqueda de actividad coordinada en una ventana temporal, en la que la acción secuencial se considera que tiene una duración. Si dentro de esa duración se encuentra actividad secuencial reproducible, se anotará como mecanismo de codificación de la red.

Emplearemos diagramas de activación, que mostrarán para cada neurona sus momentos de activación, y sobre los que se recuadrarán las ventanas de actividad encontradas.

La actividad principal que mediremos, la frecuencia más importante, es la de la activación total del sistema, es decir, activación codificada de forma binaria como 111111.

Otro elemento importante de la fase de las neuronas, consiste en encontrar secuencias en las que, una neurona, tras un tiempo de inactividad, al activarse presenta una fase similar en todas sus activaciones con otras neuronas. Esto muestra una actividad de coordinación en la red, que simboliza una actividad rítmica o motora. Es interesante sobre todo el estudio de este tipo de fase en neuronas no interconectadas de distinta red.

## **Secuencias de activación**

Dentro de la detección de fase, nos interesa medir un tipo de actividad en concreto. Analizaremos las diferentes secuencias de fase obtenidas mediante las ventanas de detección de fase, mostrando la actividad que tiene la red tras encontrar ciertas fases, en concreto, la ya mencionada actividad plena, 111111.

Se tratará de buscar similitudes entre distintos momentos de actividad, es decir, estados metaestables que se visitan de forma sucesiva, y que otorgan estabilidad dentro del sistema dinámico.

A medida que se aumenten las redes, y, por lo tanto, la cantidad de neuronas, habrán más neuronas que participen en la negociación de una secuencia, por lo que la riqueza en secuencias debería aumentar considerablemente, por el aumento del número de partes negociadoras de una secuencia común.

## **Exponentes de Lyapunov**

Como se expuso en la introducción, la red es capaz de generar actividad altamente irregular en cuanto a la duración de las secuencias. De hecho, es un sistema caótico, gobernado por las ecuaciones ya descritas de Lokta-Volterra.

Por ello, vamos a obtener la medida de la irregularidad de el sistema, mediante el análisis de sus exponentes de Lyapunov.

Los exponentes de Lyapunov los mediremos directamente sobre el modelo, con la función, en vez de sobre los datos obtenidos, por ser de ésta manera más sencillo y preciso. Mediremos los exponentes considerando las redes como un sistema compuesto, y, por lo tanto, realizando la medición sobre las neuronas del sistema, es decir, un sistema formado por 6, 12 y 18 neuronas, respectivamente, buscando el mayor exponente de Lyapunov positivo del sistema, viendo así el incremento en la entropía producido por aumentar el número de neuronas.

## 3 Resultados

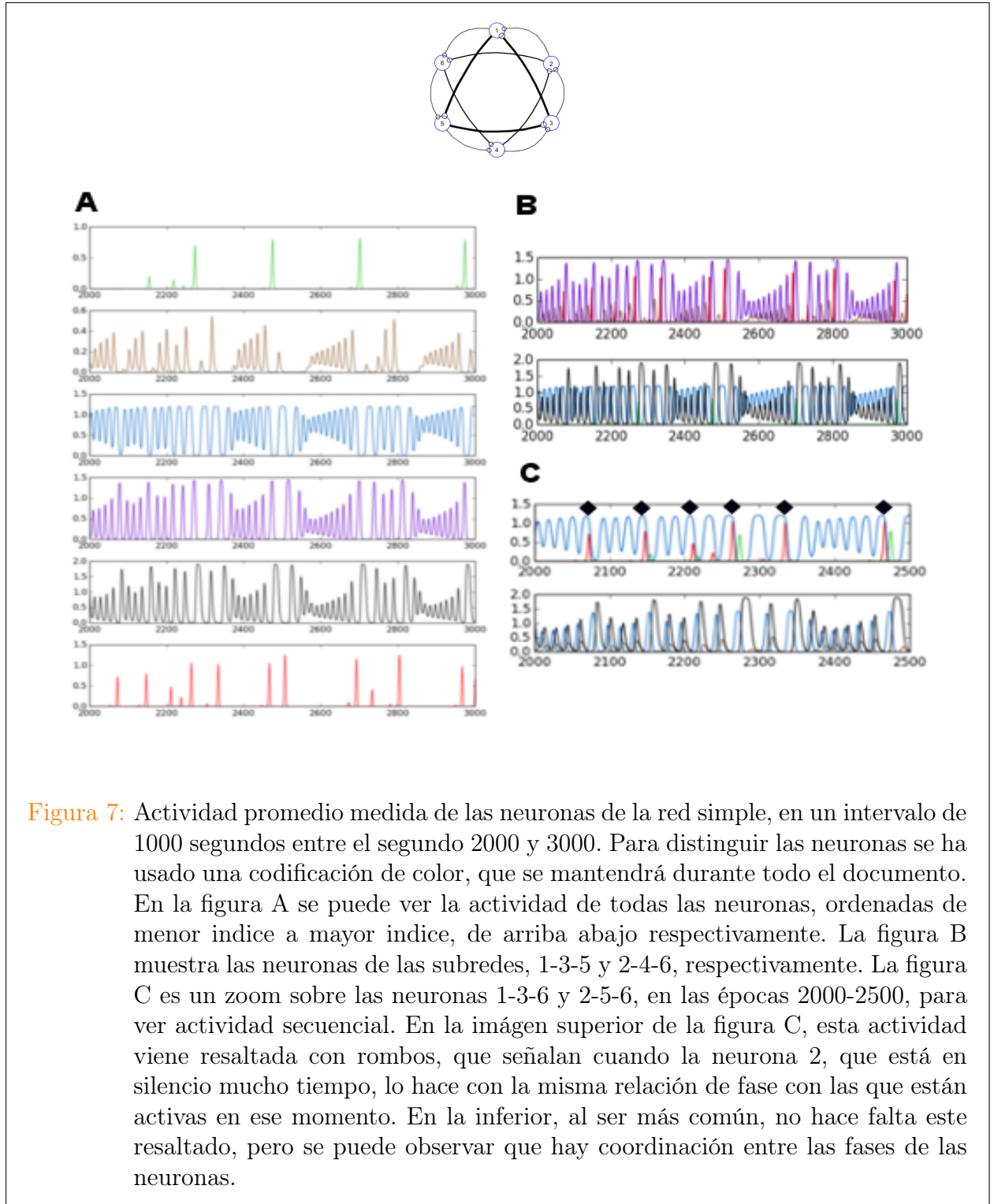
A continuación se expondrán los resultados de los experimentos y mediciones realizados sobre los modelos descritos. Se prestará especial atención a la forma de codificar información dentro de la actividad secuencial irregular de los modelos, lo que pondremos de manifiesto mediante la detección de secuencias de activación.

### 3.1 Red simple

Primero se mostrará el caso de una red simple, formada por  $N=6$  neuronas con conexiones inhibitorias no simétricas. Se puede observar la actividad secuencial generada por esa estructura, en la figura 7. La red utilizada se puede ver en el apartado 2, en concreto, está representada en la figura 4.

Debido a esa estructura de conexiones inhibitorias, se establece una competición entre las neuronas que genera la actividad secuencial en la que la mayor cantidad de actividad caerá en una neurona, que inhibirá el resto. Sin embargo, este sistema tenderá a un cambio de la neurona ganadora, debido a tener conexiones inhibidoras no simétricas, teniendo así una mecánica de WLC en la que depende la llegada a un estado estable de atractores de el estímulo recibido.

Un ejemplo de la influencia del estímulo en esta red sería la imagen usada para la exposición de diferencias entre WTA y WLC, figura 1, la cuál sido generada por una red similar, pero con valores de la neurona de caza sólo existentes en una neurona. También es interesante recordar de esa figura, que llega a una actividad con una neurona con una mayor actividad promedio que las demás, tras un periodo secuencial, en el caso de WTA.



La figura 7 ha sido generada con la siguiente matriz de pesos,  $\rho$ , el valor de la neurona de caza,  $H$ , y el valor inicial en el momento  $t_0$  de cada una de las neuronas:

$$\rho = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 5 & 0 & 0 & 1,5 \\ 1,5 & 1 & 0 & 2 & 0 & 0 \\ 0 & 1,5 & 1 & 0 & 5 & 0 \\ 0 & 0 & 1,5 & 1 & 0 & 2 \\ 5 & 0 & 0 & 1,5 & 1 & 0 \\ 0 & 2 & 0 & 0 & 1,5 & 1 \end{pmatrix} \quad H = \begin{pmatrix} 0,530 \\ 0,123 \\ 0,301 \\ 0,203 \\ 0,458 \\ 0,903 \end{pmatrix} \quad A = \begin{pmatrix} 0,67 \\ 0,22 \\ 0,75 \\ 0,15 \\ 0,52 \\ 0,32 \end{pmatrix}$$

Estos datos serán además usados en todos los resultados usados en esta sección, salvo que se indique explícitamente lo contrario.

Se puede observar en la figura 7, en las imágenes B, la distinta actividad de cada neurona de la red, agrupada en dos grupos: 1, 3 y 5, y 2, 4 y 6. La estructura interna de los enlaces inhibidores, provoca que la red se pueda considerar como dos subredes triangulares, compuestas por los grupos ya mencionados. Estos canales, se pueden a su vez considerar como la fuente de la dinámica informacional del sistema (Varona, 2002). A su vez, en esas dos gráficas, se puede observar el carácter secuencial irregular de la red, sobre esos grupos de neuronas, interconectados entre sí.

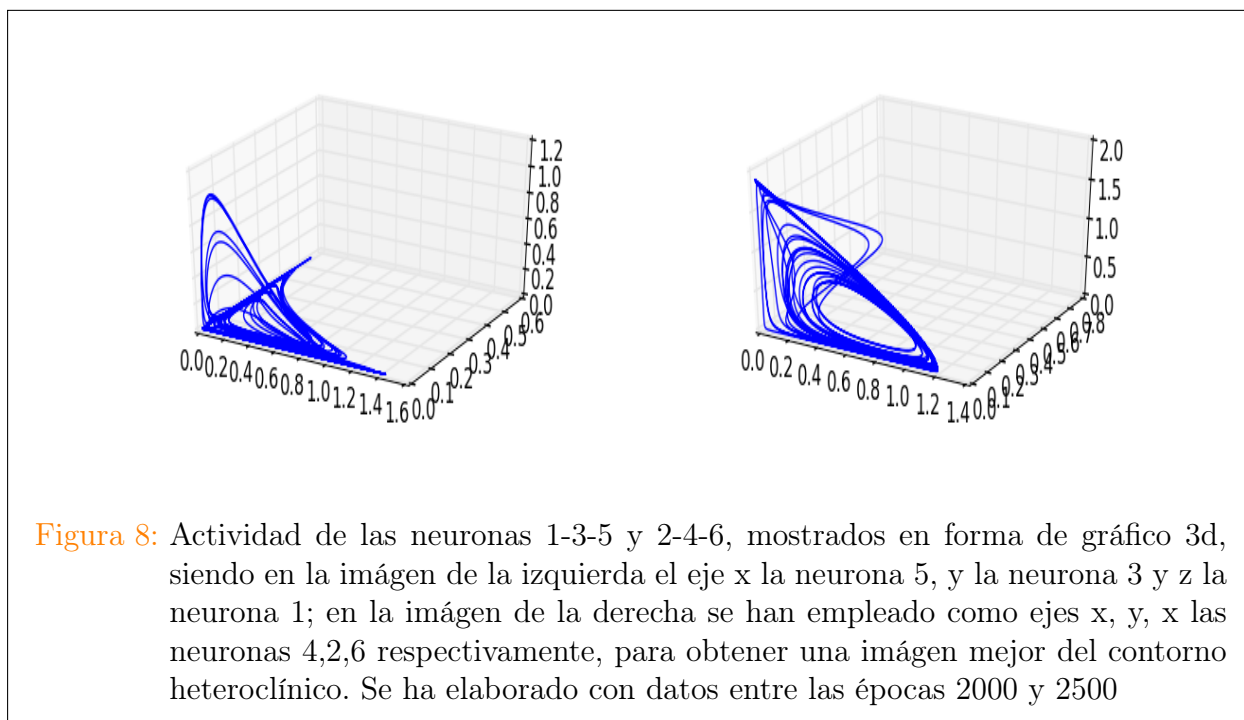
Examinando la actividad de la red, podemos comprobar un hecho que muestra la estructura de estados metaestables comentada en la introducción. Las neuronas, al activarse, muestran similitud en estructura respecto a neuronas vecinas. Esto nos muestra que tiene cierta relación de actividad con sus vecinos, siendo este hecho, un punto estructural común entre esas neuronas (Venaille et al. 2005). Esto se puede observar mejor mirando actividad de neuronas que pasan un gran intervalo de tiempo en silencio, pero, al activarse, muestra un bloqueo de fase con las neuronas que están activas en una ventana de tiempo adyacente. En la figura 9, la imagen C muestra esto. En ese zoom, sobre los tiempos comprendidos entre 2000 y 2500, podemos observar dos grupos de neuronas, en que ocurre este fenómeno. Hemos usado los grupos 1-3-6 y 2-5-6, debido a que en ambos grupos hay neuronas de baja tasa de activación, y se puede observar mejor este fenómeno.

En este ejemplo se puede observar muy claramente el bloqueo de fase durante la activación de las neuronas, muy claramente. Las neuronas 1 y 6, casi no se activan. Pero siempre que la neurona 6 se activa, sigue el mismo patrón: va primero una activación de la neurona 3. Al llegar al punto máximo la actividad de ésta, se empieza a activar la neurona 6. Por último, se activa la neurona 1. Este fenómeno, como se ve, es repetitivo, y, aunque con escalas temporales y medidas diferentes, sigue el mismo patrón común y estable.

La dinámica de la red puede observarse también en la proyección en el espacio de las neuronas que pertenecen a las subredes 1,3 y 5, y 2,4 y 6, pueden observarse en la figura 8. En ella podemos observar la existencia de una dinámica de atractores, que se genera alrededor de los 3 puntos de ensilladura que forman la órbita triangular observable en la figura.

En la figura 9, puede verse un diagrama de activación entre las épocas 3500 y 4500, en la que se puede observar la activación de las neuronas, cuando superan un umbral de 0.3. Puede observarse como hay ciertas neuronas mucho más activas que otras, así como otras que están





casi siempre en silencio, pudiéndose apreciar la coordinación que la red establece mediante los bloqueos de fase independientemente de la irregularidad de la actividad.

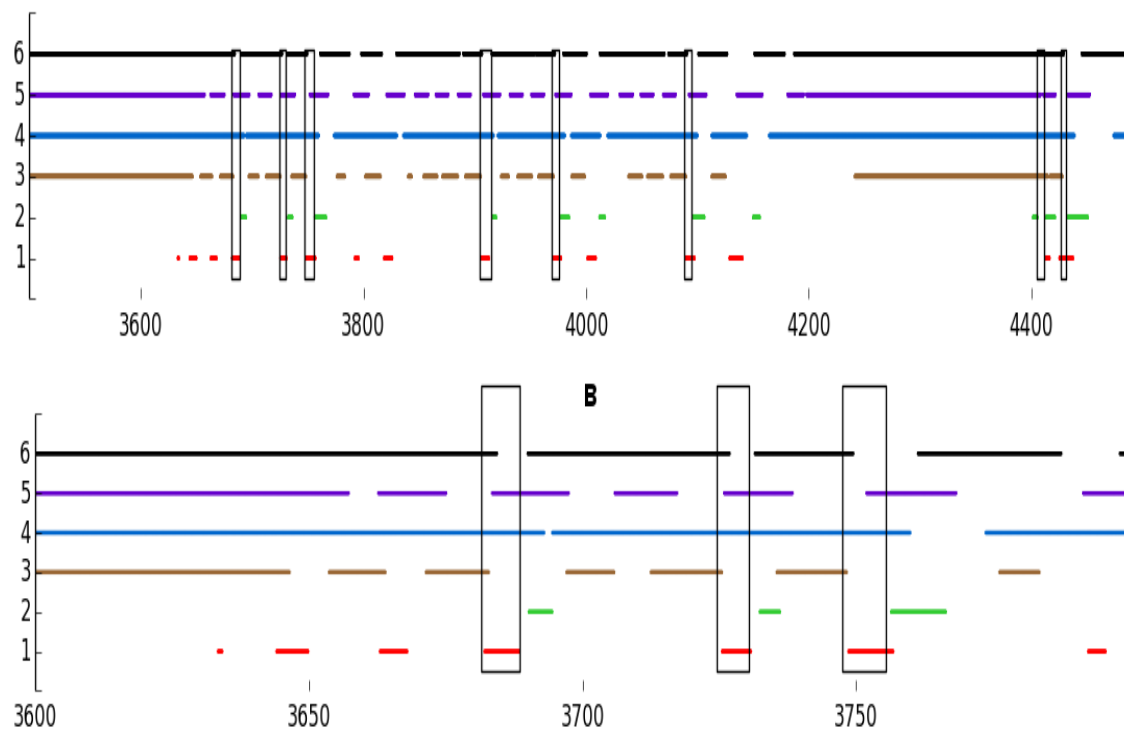
En la figura B, podemos comprobar con mayor detalle, cómo está formada la secuencia: primero la neurona 4, al ser la que mayor actividad presenta, luego la 6, luego la 3, luego la 1 y, por último, siempre la 2. Esto demuestra lo que ya se ha mostrado de secuencias existentes, de forma recurrente.

Los exponentes de Lyapunov positivos observados en ambas subredes triangulares nos reafirman la idea de una actividad caótica en esta red. En concreto, podemos encontrar dos exponentes positivos de valor 0.003 y 0.002. Esta actividad se genera a partir de la formación de un canal heteroclínico estable que consiste en la concatenación de estados metaestables, origen de la actividad secuencial.

Se puede identificar dentro de la actividad de las neuronas, momentos de activación que producen una secuencia que involucra a todas las neuronas, como se puede observar en la figura 10. Estas secuencias, detectadas en ventanas temporales, son robustas y reproducibles

Además, en ambas gráficas de la figura 7C, podemos comprobar como el margen en que se producen, es decir, el tiempo entre la ocurrencia de éstos eventos, no está determinado, sino que es un tiempo variable; pero siempre que se producen tienen una actividad similar. Esta robustez es importante dentro de un sistema de actividad caótico para codificar información respecto a la coordinación, por ejemplo, de un comando motor compuesto por varios elementos que requieren de esa coordinación.

Cabe destacar que esta actividad que se consigue, depende de los estímulos que reciba la red.



**Figura 9:** Diagrama de actividad entre los 3500 y 4500 segundos. Las zonas recuadradas señalan ventanas temporales en las que se encuentra activación total, empezando en la primera neurona dentro de la ventana, y acabando en la última neurona que se active. La figura B contiene un zoom sobre la región comprendida entre las épocas 3600 y 3800, donde se puede ver la secuencia con mayor detalle

Se consigue actividad transitoria con el estímulo de caza indicado. Sin embargo, con otros valores se puede incluso conseguir actividad que cumpla una mecánica de Winner Take All. En concreto, en la figura 1, podemos comprobar como se produce una actividad de WTA, en una red similar, pero con los siguientes valores en el estímulo de caza:

$$H = \begin{pmatrix} 0,9 \\ 0,1 \\ 0,1 \\ 0,1 \\ 0,1 \\ 0,1 \end{pmatrix}$$

En los cuales, la primera neurona recibe un impulso de estímulo muchísimo mayor que el resto, dandola así, tras un periodo de estabilización, un carácter de ganadora, superando en actividad a las demás neuronas por mucho.

Esto muestra que esta red es sensible al estímulo inicial en gran medida, y la dinámica interna dependerá de esta información, pudiendo incluso cambiar de tipo de dinámica interna por valores adecuados. De esa manera, se intuye que las secuencias generadas, dependen del estímulo recibido, y dependiendo de este, se pueden generar distintos tipos de secuencias, con elementos comunes de coordinación.

En este sistema, el valor del mayor exponente de Lyapunov es de 0.249, siendo así positivo, y mostrando por lo tanto una actividad caótica dentro del sistema.

### 3.2 Acoplamiento entre dos redes WLC.

A continuación examinaremos el modelo propuesto, consistente en dos redes unidas mediante conexiones eléctricas débiles. Examinaremos la información que se codifica en un sistema de redes conectadas, así como la diferencia existente entre las dos redes por separado y unidas.

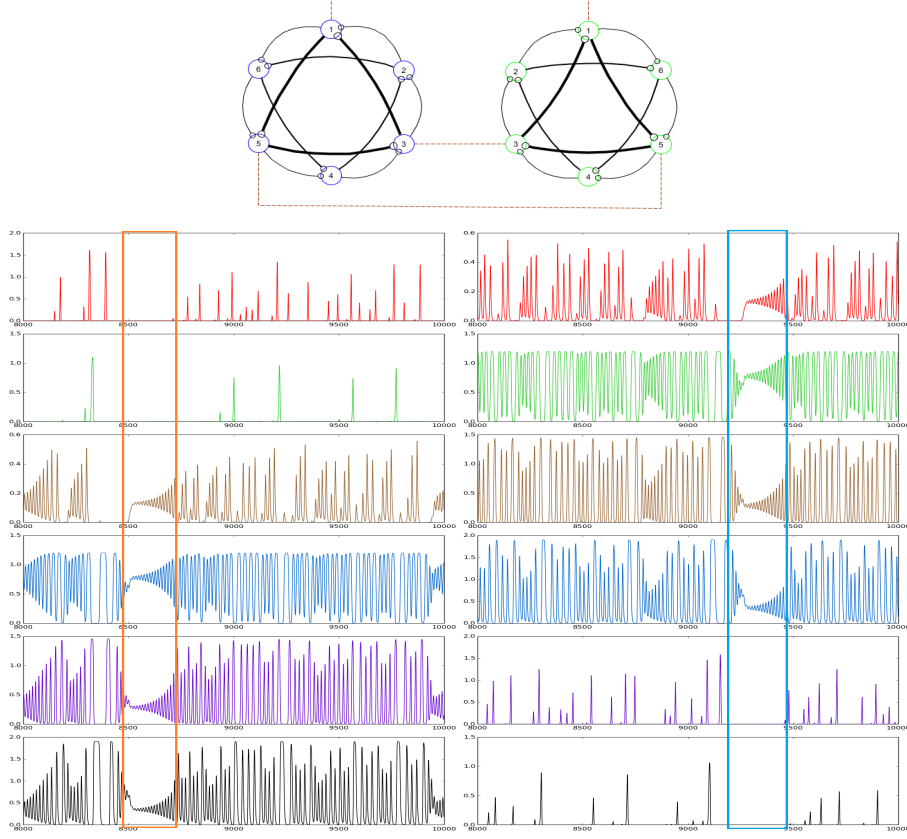
Este modelo tiene de objetivo la coordinación entre diferentes redes. Los valores usados para los pesos en los resultados que se mostrarán será, salvo que se indique lo contrario, los siguientes:

$$\rho_1 = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 5 & 0 & 0 & 1,5 \\ 1,5 & 1 & 0 & 2 & 0 & 0 \\ 0 & 1,5 & 1 & 0 & 5 & 0 \\ 0 & 0 & 1,5 & 1 & 0 & 2 \\ 5 & 0 & 0 & 1,5 & 1 & 0 \\ 0 & 2 & 0 & 0 & 1,5 & 1 \end{pmatrix}$$

$$H_1 = \begin{pmatrix} 0,530 \\ 0,123 \\ 0,301 \\ 0,203 \\ 0,458 \\ 0,903 \end{pmatrix} \quad H_2 = \begin{pmatrix} 0,301 \\ 0,203 \\ 0,458 \\ 0,903 \\ 0,73 \\ 0,123 \end{pmatrix}$$

Los valores de la neurona de caza, se han escogido los mismos que en el artículo de Venaille (Venaille et al. 2005), para así obtener unos resultados similares, y tener mayor consistencia, al reproducir el estudio.

La matriz de pesos de la red 2 es la misma matriz que la de la red 1, pero restándole a todo peso  $i \neq j$ , 0.02, para obtener así pesos diferentes. Los pesos de la matriz de unión son [0.01, 0, 0.01, 0, 0.01]. En la tabla presente en la figura 10, se realiza una explicación de la reacción de la red ante distintas fuerzas de conexión, con la que se explican los pesos elegidos (Venaille et al. 2005).



**Figura 10:** Gráficas que muestran los ratios de actividad de las neuronas de las redes conectadas, mostradas en el esquema de la parte superior. La mitad de la derecha corresponde a las neuronas de la red 2, y la de la izquierda, a la red 1. Están ordenadas de 1 a 6, de arriba a abajo. Recuadrada está la actividad de fase que muestra coordinación entre sí

Los valores iniciales escogidos de las neuronas para realizar el experimento, son los siguientes:

$$A = \begin{pmatrix} 0,67 \\ 0,22 \\ 0,75 \\ 0,15 \\ 0,52 \\ 0,32 \end{pmatrix} \quad B = \begin{pmatrix} 0,71 \\ 0,26 \\ 0,79 \\ 0,63 \\ 0,56 \\ 0,36 \end{pmatrix}$$

Cuanto mayor es la fuerza de la conexión, menor libertad tiene el sistema, llegando incluso a ligar y eliminar la actividad única que tiene, y enriquece, el sistema, en casos de uniones demasiado fuertes. Por ello, la fuerza elegida para las conexiones ha sido de 0.01, resultando así una conexión de fuerza moderada.

Con el valor elegido para la conexión entre las neuronas, se realizará una comunicación entre

las neuronas, pero con un acoplamiento moderado que favorece la generación de actividad secuencial y no la de sincronización. De esta manera, se evita la pérdida de individualidad de las redes, y, a su vez, se intercomunican las dos redes para la posible obtención de un sistema con mayor capacidad para la generación de secuencias que el que se conseguiría con una sola red.

Lo interesante en este sistema de dos redes acopladas es el flujo de información que se produce entre las dos redes. Eso provoca una similitud entre los canales heteroclínicos formados en esa subred, y, por lo tanto, un cierto acoplamiento de fase y compartición de información en todo el sistema de la red, al estar conectadas las subredes triangulares dentro de cada red con sus conexiones inhibitorias.

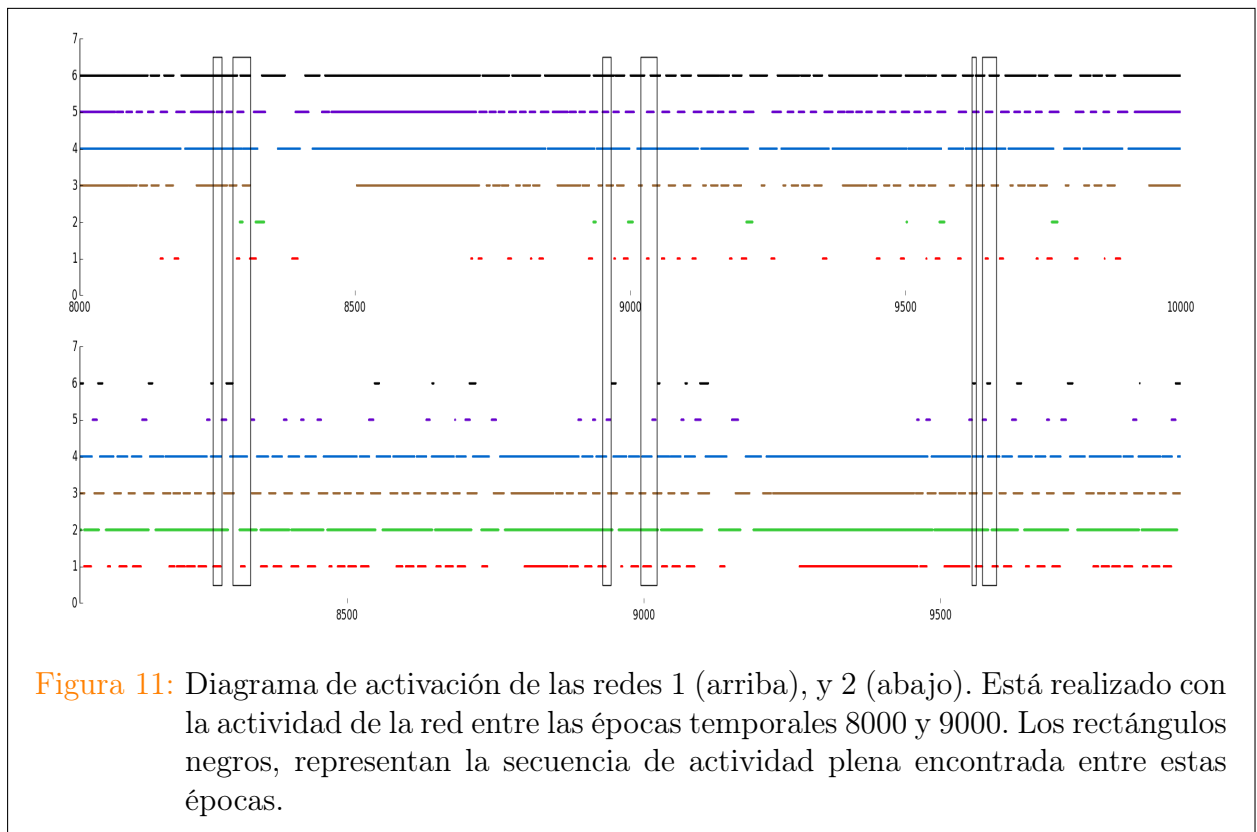
En la figura 10 podemos ver la actividad de las neuronas de esta red múltiple, mostrando la mitad de la izquierda las neuronas pertenecientes a la red 1, y las de la derecha a la red 2. Están ordenadas de forma ascendente de arriba a abajo, con actividad capturada entre los segundos 8000 y 10000. En esta franja temporal, ocurre un evento interesante. Cerca del momento 8500, el ratio de disparo de las neuronas 3 a 6 de la red 1, se normalizan, mientras que la 1 y 2 de esa misma red cesan el disparo. Ese mismo evento pasa en la segunda red, pero con un desplazamiento de fase de 700 segundos. Sin embargo, esta actividad tiene cambiadas las neuronas: de la 1 a la 4 tienen esta actividad normalizada durante un breve periodo de tiempo, y las neuronas que se ponen en silencio son la 5 y 6.

Esto indica la existencia de una relación entre secuencias de ambas redes, aunque no necesariamente simétricas, y no en una misma etapa temporal, sino que una actividad viene antes que la otra.

Si observamos la figura 11, podemos comprobar que existen, al igual que nos pasaba en la red simple, momentos de coordinación absoluta de secuencias entre las dos redes. Esto significa, una actividad similar en ambos casos. El hecho de que se produzca este fenómeno es significativo, dado que las dos redes actúan como un sistema global de información, además de tener su propia dinámica individual. Las dos redes individuales han pasado a tener una dinámica interna común entre las dos, además de su propia dinámica.

De hecho, al formar ahora parte de un sistema común, la dinámica nueva permite formar secuencias más ricas, involucrando la acción de varias neuronas, de redes diferentes, que consiguen realizar una comunicación y negociación de nueva secuencia. Este hecho, permite que, con la conexión de una nueva red al sistema, se produzca un enriquecimiento de la cantidad de información que puede contener el sistema, al aumentar este número de neuronas, y de elementos que cooperan en la negociación.

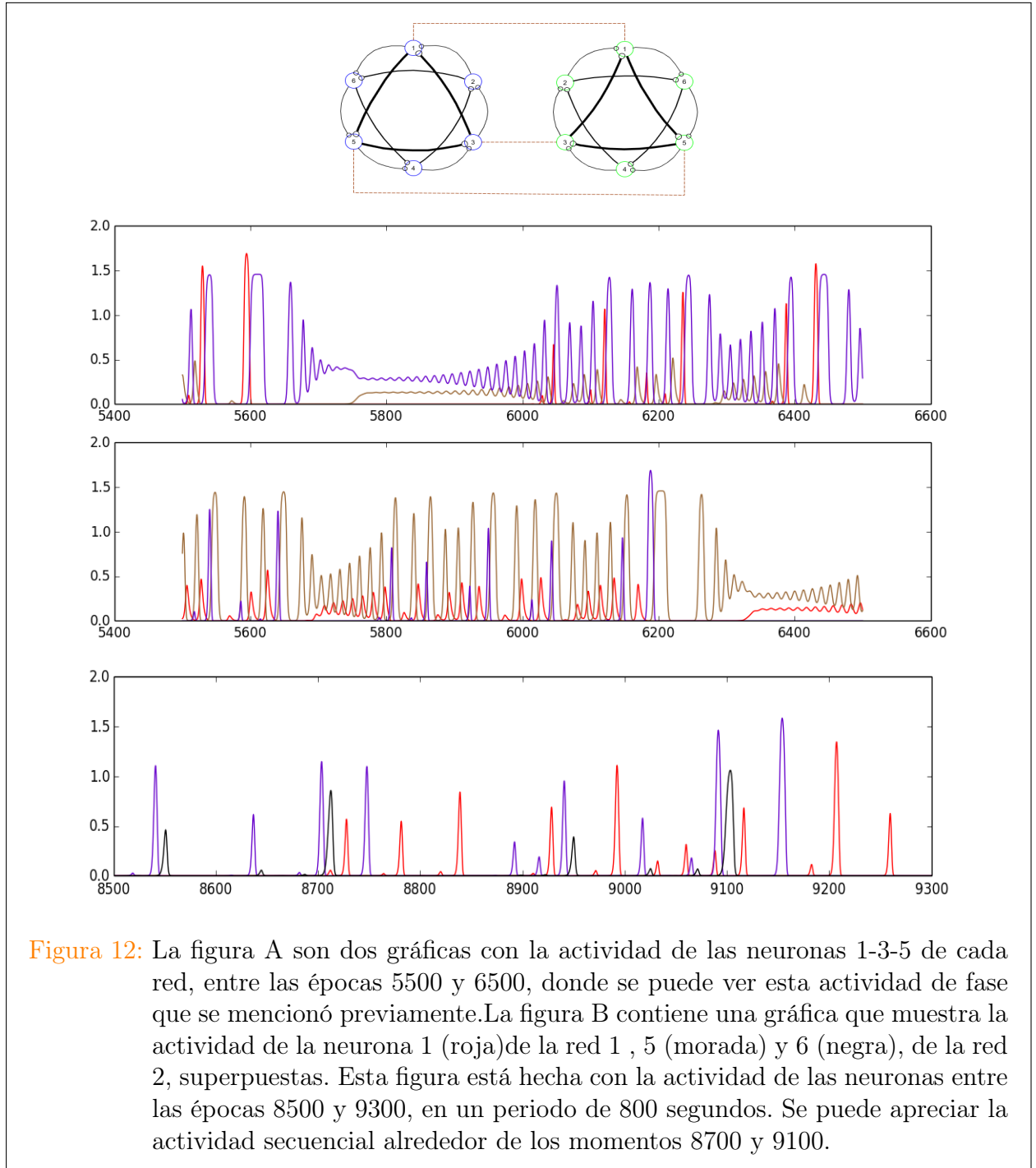
Se puede observar además que esta coordinación provoca unas secuencias más controladas temporalmente que las producidas por la red individual. En la figura 11, se ve fácilmente, al ser una repetición que sigue un patrón similar, en aparición de las secuencias de activación completa, dándose en grupos de 2 ventanas de activaciones completas. Sin embargo, estas secuencias se obtienen por secuencias de actividad neuronal diferentes, lo cuál indica mayor cantidad de patrones que producen activación completa que en el caso de una sola red, en la que se puede ver, si se vuelve a observar la figura 9, que los patrones de activación completa



**Figura 11:** Diagrama de activación de las redes 1 (arriba), y 2 (abajo). Está realizado con la actividad de la red entre las épocas temporales 8000 y 9000. Los rectángulos negros, representan la secuencia de actividad plena encontrada entre estas épocas.

siguen siempre la misma secuencia de actividad de neuronas.

Al igual que en la red individual, cada neurona tiene un comportamiento particular. Dentro de la actividad caótica que representa la actividad de cada neurona, se aprecia cierta simetría en las actividades en ciertos momentos. Esta simetría esta fomentada por la acción de la competición organizada en el sistema. La actividad que mencionamos, se puede apreciar mejor en neuronas con menor tasa de actividad, que pueden estar en silencio durante mucho tiempo, pero cuando se activan, cumplen con una actividad siempre semejante. En la figura 12 A, podemos comprobarlo observando la actividad de las neuronas 1, 3 y 5 dentro de cada red, y viendo que, cuando se activa la de menor tasa de activación, comparte una secuencia parecida con el resto, activandose en el mismo orden, aunque con variación temporal. Podemos comprobar como el mismo principio que observamos en la red individual se cumple, teniendo las activaciones una forma secuencial, en diferentes tiempos, dentro de cada red. Se puede ver incluso como esto ocurre entre las redes, mostrando una gran comunicación pese a no estar las neuronas conectadas entre si. En la figura 12, la imagen de abajo, puede observarse actividad coordinada secuencial entre distintas redes, en neuronas no conectadas. En concreto, se aprecia actividad coordinada en las épocas temporales 8700 y 9100, entre las neuronas 1 de la red 1, y la 5 y 6 de la red 2.



**Figura 12:** La figura A son dos gráficas con la actividad de las neuronas 1-3-5 de cada red, entre las épocas 5500 y 6500, donde se puede ver esta actividad de fase que se mencionó previamente. La figura B contiene una gráfica que muestra la actividad de la neurona 1 (roja) de la red 1, 5 (morada) y 6 (negra), de la red 2, superpuestas. Esta figura está hecha con la actividad de las neuronas entre las épocas 8500 y 9300, en un periodo de 800 segundos. Se puede apreciar la actividad secuencial alrededor de los momentos 8700 y 9100.

Esto pone de manifiesto la capacidad de generación de secuencias en que negocien diferente número de neuronas, algo que se observará con mayor detalle al evaluar el sistema formado por 3 redes, del cuál se verá su capacidad de generar distintas secuencias, mostrando coordinación incluso entre redes no directamente conectadas, lo cuál nos permitirá generalizar este resultado.



La riqueza del sistema aumenta, al ser el mayor exponente de Lyapunov encontrado de valor 0.0328, aumentando el valor de una red individual de 0.0249. El incremento en el valor del mayor exponente de Lyapunov muestra un aumento de la entropía dentro del sistema, y, por lo tanto, de la riqueza en información del mismo.

### 3.3 Acoplamiento entre tres redes WLC

Ahora, se mostrará el resultado del experimento sobre el modelo de 3 redes conectadas entre sí, pero sin ciclos. El objetivo de este experimento, usando un modelo semejante al modelo de las dos redes conectadas, es doble. Por un lado, generalizar los resultados estudiados en la interconexión entre dos redes (Venaille et al. 2005), y, por otro, estudiar la relación entre las redes conectadas con conexión indirecta. Por eso, la compartición de información se ha limitado en el modelo a 1-1-1, en ningún caso compartiendo más de dos redes información de forma directa, salvo la red central, la 2. La red utilizada puede verse en la figura 5.

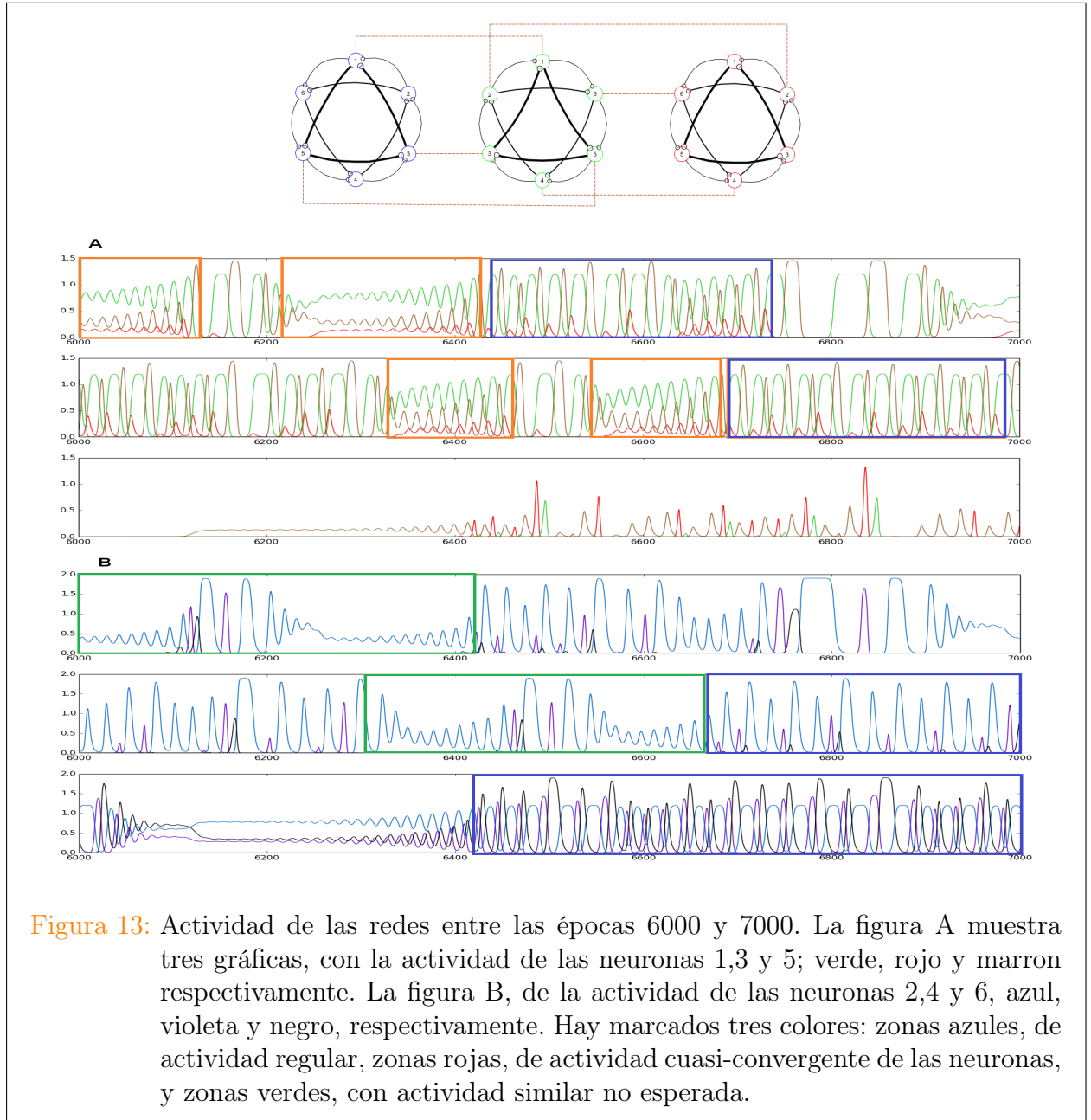
Los modelos han sido usados para generar los resultados de éstos experimentos con los siguientes parámetros (salvo que se indique lo contrario): Los valores de las matrices de pesos han sido iguales a las del experimento anterior, para la red 1. Sin embargo, para evitar semejanzas, para la red 2 se le ha sumado a toda conexión que cumpla  $i \neq j$ , 0.02; y a la red tres, restado 0.02.

Los valores de la neurona de caza han sido los siguientes:

$$H_1 = \begin{pmatrix} 0,730 \\ 0,123 \\ 0,301 \\ 0,203 \\ 0,458 \\ 0,903 \end{pmatrix} \quad H_2 = \begin{pmatrix} 0,301 \\ 0,203 \\ 0,458 \\ 0,903 \\ 0,730 \\ 0,123 \end{pmatrix} \quad H_3 = \begin{pmatrix} 0,460 \\ 0,903 \\ 0,730 \\ 0,123 \\ 0,301 \\ 0,203 \end{pmatrix}$$

Los valores iniciales de ambas redes (pese a que podrían ser generados automáticamente) para obtener valores reproducibles han sido, para la red B y C, los mismos que A, pero -0.02 y +0.02, respectivamente:

$$A = \begin{pmatrix} 0,67 \\ 0,22 \\ 0,75 \\ 0,15 \\ 0,52 \\ 0,32 \end{pmatrix}$$



Podemos observar la actividad con información compartida entre las distintas redes. Se puede ver en la figura 13A la actividad de las neuronas 1-3-5 de cada red, en 3 gráficas. En ellas, podemos observar como las neuronas 1-3-5 de las redes 1 y 2, que están conectadas entre sí, realizan una actividad, con cierta relación de fase. En concreto, en las zonas marcadas de azul, muestran una relación de fase, al realizarse de forma secuencial, una después de otra. El mecanismo de coordinación corresponde al mismo que se ha descrito para la red aislada y las dos redes conectadas con acoplamiento eléctrico. Sin embargo, en la red 3, no se observa actividad similar, dado que no tiene relación directa con la red 1 y 2, mediante esas neuronas. También se aprecia, en azul, zonas con patrones similares, en cuanto a regularidad

de la actividad

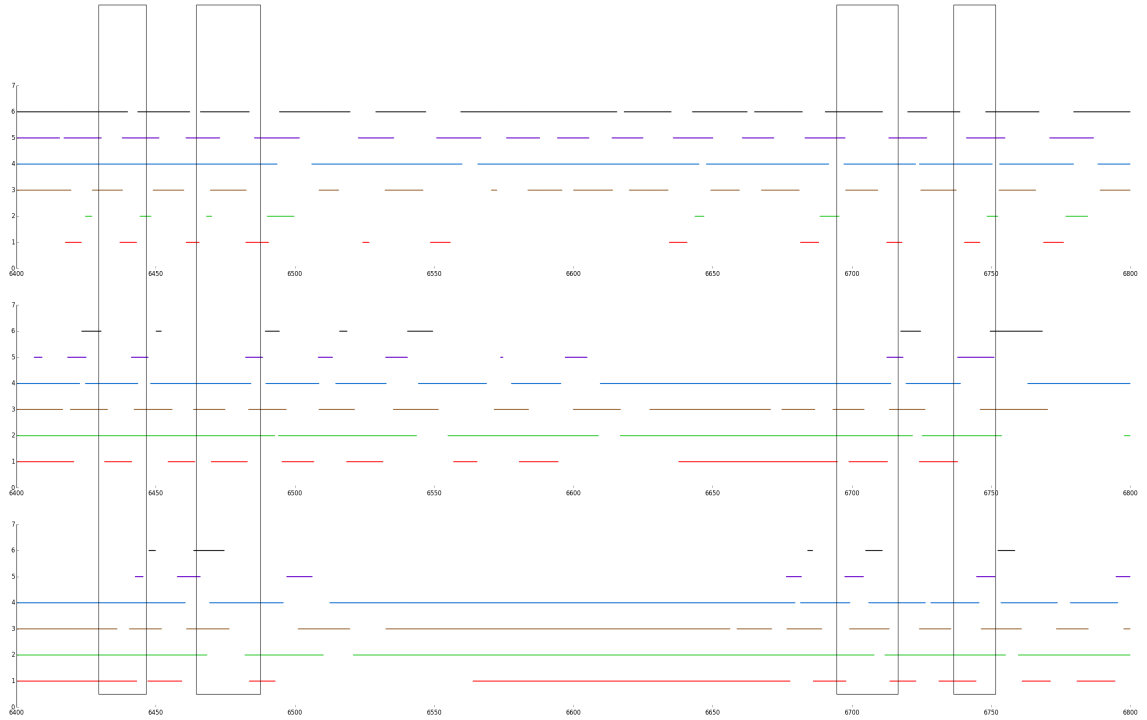
De la misma manera, en la figura 13b, podemos ver la actividad de las neuronas 2-4-6, de las 3 redes. Se puede comprobar una relación de fase entre las redes 2 y 3, de una manera distinta que la anterior: en las zonas marcadas de rojo, se muestra no un momento de convergencia, sino un momento de regularización: durante un tiempo, la actividad de ambas redes presenta un patrón regular. Esto, de nuevo, no se da en la red 1, lo que indica, de nuevo, la falta de coordinación directa.

Sin embargo, marcado con verde, vemos similitud de actividades entre las redes 1 y 2, en neuronas no conectadas 2, 4 y 6. Esto, es una primera prueba, de la sincronía de neuronas no conectas, que también ocurre en redes de 3.

De esa manera, llama la atención la semejanza en fase y actividad también, en ciertos puntos, de neuronas no conectadas entre sí. Esto demuestra, que se realiza un intercambio de información entre las distintas redes, llegando así a cierto nivel de sincronía. Al igual que se produce entre la 1 y la 2, y la 2 y la 3, se produce esto entre la 1 y la 3, y viceversa. Esto provoca que el sistema forme una dinámica común, conservando, como se ha mostrado, su propia dinámica, cada red.

Para ver la actividad común entre todas las redes, incluidas las redes 1-3, recurriremos a un análisis mediante secuencias encontradas en un diagrama de activación. En la figura 14 podemos ver un diagrama de activación de las tres redes con la secuencia de activación total remarcada. Aquí, podemos ver como todas las neuronas, participan en la secuencia, dando mucha mas riqueza a la misma secuencia, que en dos redes. Además, en la misma figura, podemos comprobar cómo se produce una secuencia similar a la secuencia de la figura 11, con activación total en grupos de dos secuencias de activación seguidas.

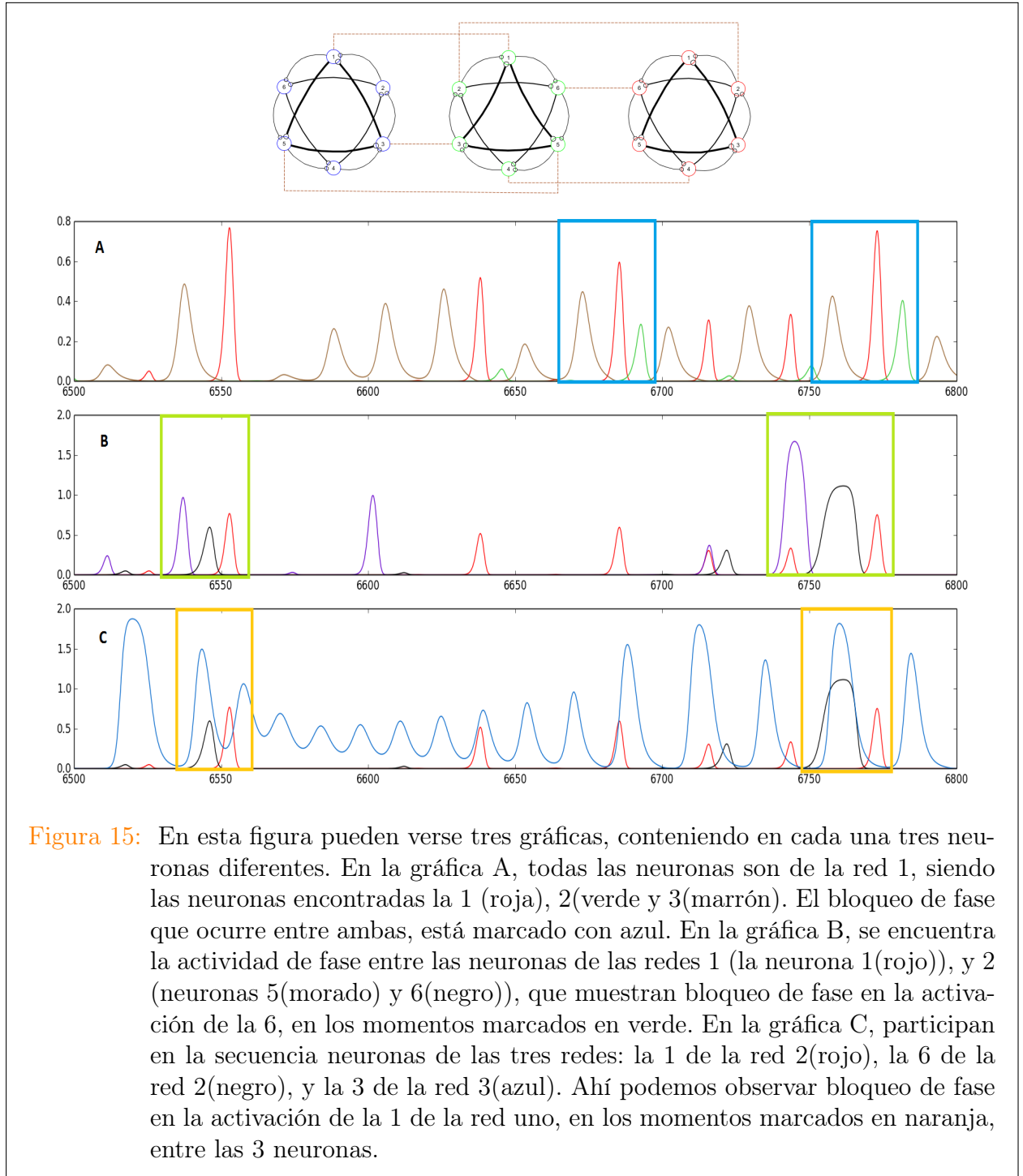
Entre los grupos encontrados, podemos ver un patrón de activación común, en que las neuronas siguen, en ambos grupos de activaciones, la misma secuencia. Esto nos hace ver el mecanismo de coordinación entre neuronas de distintas redes a través de la autoorganización de los estados metaestables en cada una de ellas.



**Figura 14:** Diagrama de actividad mostrando la actividad de las 3 redes entre los segundos 6400 y 6800. En la actividad total, remarcada de negro, pueden verse dos grupos de dos activaciones.

Sobre éste fenómeno, se puede observar que se cumple lo mismo que en los modelos anteriores, y que ya se comentó en la anterior red: algunas neuronas muestran una relación en su actividad directa con otras, formando ciertas secuencias. Podemos comprobar, viendo la figura 14, en la que se observa este fenómeno en las neuronas con menos actividad, que distintas neuronas de diferentes redes, tienen una secuencia reproducible en su actividad, siendo de esta manera actividad secuencial entre todas las redes. Este hecho es muy importante, ya que permite generalizar los resultados de el experimento anterior, a un número mayor de neuronas, permitiendo así secuencias mayores.

Este patrón, visto en el diagrama de activaciones, es el de actividad total, que muestra que, a igual que en la red de dos, hay momentos de sincronía entre todas las neuronas de la red. Esto, pese a producirse de forma irregular, siempre se produce con un patrón similar. Se puede observar la ya conocida secuencia de activación total remarcada en negro. Además, se producen también diferentes secuencias, no necesariamente simétricas entre las redes. Como ya se comentó en la introducción,



Además, debido al aumento en el número de neuronas que forman parte del sistema, también aumenta el número de neuronas que se pueden comunicar para negociar una secuencia común, aumentando de esa manera la riqueza en información del sistema. Las secuencias que se pueden encontrar no tienen por que ser necesariamente simétricas en todas las redes. En la imagen podemos ver las secuencias encontradas, no son las únicas existentes. En la imagen

de la derecha, podemos observar cómo también existen secuencias no simétricas entre las redes, que se producen de manera periódica. Al haber mayor número de bits, la cantidad de información es mayor, puesto que más neuronas pueden participar en la negociación de los códigos.

La secuencia de actividad total no es la única que puede ser encontrada. Las neuronas, como se ha dicho, pueden comunicarse entre sí para negociar diferentes secuencias, en las que no tiene por qué haber una participación global, sino que puede tener participación local de una sola red, de neuronas de dos redes, o de tres.

En la figura 15, puede comprobarse como existen secuencias provocadas por la negociación entre distintas neuronas. Además, como se ha comentado, se pueden producir con distinto número de neuronas, de distintas redes. En la imagen A, se ve la actividad conjunta de neuronas de la misma red, mostrando la dinámica bien conocida propia de cada red. En la imagen B, se muestra actividad conjunta de las redes 1 y 2, las cuáles están interconectadas entre sí. Esto demuestra que se mantiene la actividad de los pares conectados descrita en el anterior apartado.

Sin embargo, en la figura 15C, puede verse actividad secuencial entre neuronas de las redes 1 y 3. Ello demuestra la existencia de cierta sincronía en esos puntos, alcanzados mediante la comunicación entre sistemas y, por tanto, participación en negociación entre neuronas de diferentes redes no conectadas.

También puede observarse en la figura 15, la existencia de ventanas de detección de fase del sistema, coincidentes en el tiempo en el instante 650, entre las 3 gráficas, y entre la B y C, en el instante 6550. Esto muestra la existencia de diferentes secuencias, con la participación de diferente número de neuronas, dado que en la secuencia encontrada en el instante 6550, no tiene una participación total de todas las neuronas del sistema.

Como se puede comprobar, aumentar el número de neuronas del sistema aporta un enriquecimiento en la cantidad de información que puede codificar una red en su actividad secuencial. Se ha demostrado que el aumento de información no está limitado a la conexión de dos redes, sino que se puede ampliar a mayor número de redes. De esta manera, a mayor número de neuronas, mayor número de secuencias.

Este aumento de la riqueza según se aumenta el número de neuronas, viene mostrado por el aumento del máximo exponente de Lyapunov encontrado en el sistema, con un valor de 0.0381, de esa manera aumentando el valor del sistema de dos redes conectadas, mostrando un aumento en la entropía, y, por lo tanto, la cantidad máxima de secuencias que podría memorizar la red. Esta cantidad es grande, debido a que se puede realizar una secuencia entre cualquier número de neuronas de cualquiera de las redes. Estas secuencias, son consecuencia de los estados metaestables del canal heteroclínico del sistema.

## 4 Discusión

En este trabajo se ha mostrado la coordinación entre redes que generan actividad de competición sin ganador irregular, pero con elementos robustos de coordinación en las secuencias, modelizados en forma de redes neuronales de actividad promedio. Este tipo de actividad está presente en varios sistemas sensoriales, en el sistema nervioso central y en el sistema motor.

Se ha observado en este estudio cómo es la dinámica interna de uno de estos sistemas simples por separado, y se ha ido incrementando, primero al unir dos sistemas simples, y luego, un paso más, la unión de tres sistemas, como puede verse en las figuras 7 y 8.

El acoplamiento eléctrico de estas redes capaces de producir actividad secuencial no significa la pérdida de su dinámica individual a favor de una dinámica global con los demás sistemas. La conexión eléctrica usada en la unión de algunas neuronas, al ser débil (0.01 en el experimento realizado), solamente sirve para compartir información entre las redes, lo que resulta en una coordinación de la actividad secuencial generada por estas. Este método, aunque altera la dinámica, sigue manteniendo la riqueza de actividad secuencial individual de las redes, pero al compartir información entre ellas, las enriquece en gran medida, produciendo actividad cooperativa entre ellas.

La conexión entre distintas redes, afecta a la dinámica del sistema en general, compartiendo la información entre las neuronas involucradas en la conexión. Esto lo hemos podido comprobar, en el caso de 2 y 3 redes conectadas, en las figuras 12 y 15, respectivamente. En ellas podemos comprobar además como se producen secuencias de activación entre neuronas no conectadas de distintas redes. Este fenómeno hace ver la existencia de secuencias codificadas entre las redes, que son negociadas por las neuronas que las componen. Se ha incidido mucho en la secuencia de activación completa, es decir, ventanas de tiempo en que todas las neuronas muestran actividad. Sin embargo, esta secuencia no es la única posible a negociar. Existen distintas secuencias recurrentes, formadas por distintos ratios de disparo de las neuronas involucradas en esta actividad, lo que expande el espacio de posibles codificaciones en las secuencias generadas por el sistema.

La actividad secuencial corresponde a estados metaestables encontrados en la cadena heteroclínica que define el sistema dinámico. Estas redes por lo tanto basan su procesamiento de información en la existencia de estos canales y de los estados metaestables que los componen.

Las secuencias que se producen en este entorno, contienen una codificación de información sobre los estímulos recibidos por el sistema al que modelan. Existen diversos ejemplos de este tipo de codificación en distintos seres vivos (Jones et al. 2007, Stopfer et al. 2003), los cuales muestran actividad transitoria como método de codificación de información sobre distintos tipos de estímulos, dentro de sistemas de diversa índole. El modelo empleado, aunque más simple que los sistemas que se encuentran en los seres vivos, produce este tipo de actividad, y es capaz de aumentar su complejidad a medida que se aumenta el número de neuronas del sistema.

El análisis de actividad secuencial en modelos de tipo Lotka-Volterra es muy recurrido en la literatura (Varona et al. 2002, Tognoli y Kelso 2014, M. I. Rabinovich, V. S. Afraimovich et



al. 2012), debido a su relativa simplicidad de creación y análisis. La creación de los modelos de Lokta-Volterra, o modelos de cazador-presa, dependen, como ya se ha indicado, de conexiones inhibitorias asimétricas entre diferentes elementos del sistema. Es por ello por lo que es muy importante estudiarlos (además del aliciente de su simplicidad) para la comprensión de la actividad del cerebro, que contiene actividad similar para el procesamiento de la información en los sistemas nervioso central y motoro.

En este estudio se ha partido de estudios previos sobre la actividad caótica generada en el sistema gravimétrico del clione al ser influenciado por un estímulo de caza, y por el estudio sobre la interconexión mediante unión eléctrica de dos sistemas sensoriales similares a este (Varona et al. 2002, Venaille et al. 2005). Partiendo de esto, se ha mostrado la posible generalización del método de unión empleado por Venaille al aumentar el número de redes involucradas en la unión de 2 a 3, mostrando que mediante la inclusión de mayor cantidad de neuronas que participan en el sistema aumenta en gran medida la cantidad de información contenida que es posible codificar dentro de las secuencias.

Aunque cada red tiene restricciones locales, y, por lo tanto están determinadas por sus condiciones internas, este acoplamiento eléctrico provoca una negociación entre redes para una coordinación entre las secuencias, las cuales aumentan su dimensión según crece el número de neuronas participantes en la negociación de las secuencias. La cantidad de información contenida en un sistema similar, por número de neuronas, es mayor que en redes neuronales tradicionales, los cuáles están muy limitados en cuanto a secuencias que pueden guardar en la memoria de la red, teniendo que usar un número mucho mayor de neuronas para obtener capacidades similares (M Rabinovich et al. 2001).

La representación y codificación entre elementos discretos, es muy interesante para diversos campos, y su uso tiene aplicaciones en distintos campos, tales como la generación de ritmos motores, pudiendo esto aplicarse en campos biomédicos, interacciones entre distintos dispositivos, ya que, como hemos mostrado, tiene una gran riqueza en cantidad de información codificada, y diseño de paradigmas de comunicación de ciclo cerrado (closed loop), para controladores de dinámica no lineal.

## 4.1 Trabajo futuro

A continuación se propondrán distintas medidas, tanto de realizar una cuantificación sobre la frecuencia de aparición de las secuencias, como de métodos de análisis para la investigación sobre este fenómeno y de realización de un algoritmo de aprendizaje.

Una forma de evaluación de la frecuencia de las secuencias, es mediante evaluación de histogramas donde se cuantifica cada una de las secuencias. Esta manera nos permitiría recoger datos sobre la cantidad de secuencias que aparecen, así como cuáles son las más comunes. Un estudio similar fue realizado en un estudio que, entre otras cosas, estudia las diversos episodios de caza del Clione (Latorre et al. 2013).

Con esta medida de aparición de cada una de las secuencias, además, se podría evaluar la relación entre los pesos de conexiones inhibitorias, y las secuencias que aparecen, así como

la relación entre estas y el estímulo existente.

Con esa información, se podría generar un algoritmo de aprendizaje, de manera que se pueda entrenar una red, con pesos inhibitorios variables, mediante un aprendizaje hebbiano simple, para que ajuste su ratio de disparo y secuencias a unas establecidas, pudiendo producir las secuencias que se deseen. Existen estudios previos para el uso de algoritmos de aprendizaje hebbianos simples (Durstewitz y Deco 2008) para sistemas transitorios, basados en la alteración de las conexiones inhibitorias o de estímulo, de acuerdo a que la activación de las neuronas cumpla un patrón determinado o no. De esta manera, un sistema como el que se ha descrito simple podría ser usado para obtener un mayor control de las secuencias generadas, y poder así adaptarse para la aplicación de sistemas con dinámica secuencial transitoria en diversos campos.

Esto, tiene especial utilidad para el campo biomédico. Mediante la utilización de señales motoras, se puede usar el estudio de actividad transitoria realizado, para crear un sistema de predicción y generación de secuencias para control de diferentes dispositivos, como prótesis, consiguiendo identificar ritmos motores de los nervios, y generando respuesta acorde a estos ritmos observados.

Al utilizar el sistema motoro del cuerpo humano este tipo de dinámicas secuenciales, el mayor conocimiento de estas dinámicas puede llevar a una mejora en la mejora de la decodificación de la información contenida en este tipo de señales, produciendo, como se ha señalado, prótesis que puedan reemplazar la actividad de miembros perdidos.

Otra posible uso sería su aplicación a sistemas de control de ciclo cerrado, podría generarse controladores no lineales, muy rápidos, y que puedan manejar gran cantidad de señales diferentes, por la riqueza de la información.

## Referencias

- Afraimovich, Valentin, Irma Tristan, Ramon Huerta y Mikhail I Rabinovich (dic. de 2008). “Winnerless competition principle and prediction of the transient dynamics in a Lotka-Volterra model.” En: *Chaos* 18.4, pág. 43103. ISSN: 1089-7682. DOI: [10.1063/1.2991108](https://doi.org/10.1063/1.2991108). URL: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/19123613><http://dx.doi.org/10.1063/1.2991108>.
- Durstewitz, Daniel y Gustavo Deco (ene. de 2008). “Computational significance of transient dynamics in cortical networks.” En: *Eur J Neurosci* 27.1, págs. 217-227. ISSN: 1460-9568. DOI: [10.1111/j.1460-9568.2007.05976.x](https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2007.05976.x). URL: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/18093174><http://dx.doi.org/10.1111/j.1460-9568.2007.05976.x>.
- Friedrich, R W y G Laurent (feb. de 2001). “Dynamic optimization of odor representations by slow temporal patterning of mitral cell activity.” En: *Science* 291.5505, págs. 889-94. ISSN: 0036-8075. DOI: [10.1126/science.291.5505.889](https://doi.org/10.1126/science.291.5505.889). URL: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11157170>.
- Hopfield, John (2007). *Hopfield network*. DOI: [10.4249/scholarpedia.1977](https://doi.org/10.4249/scholarpedia.1977).
- Howell, Garry (1990). *An Introduction to Chaotic dynamical systems. 2nd Edition, by Robert L. Devaney*. DOI: [10.1155/S1048953390000077](https://doi.org/10.1155/S1048953390000077).
- Jones, Lauren M, Alfredo Fontanini, Brian F Sadacca, Paul Miller y Donald B Katz (nov. de 2007). “Natural stimuli evoke dynamic sequences of states in sensory cortical ensembles.” En: *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 104.47, págs. 18772-7. ISSN: 1091-6490. DOI: [10.1073/pnas.0705546104](https://doi.org/10.1073/pnas.0705546104). URL: <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=2141852&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>.
- Latorre, Roberto, Rafael Levi y Pablo Varona (2013). “Transformation of context-dependent sensory dynamics into motor behavior”. En: *PLoS Comput. Biol.* 9.2, e1002908.
- Levi, Rafael, Pablo Varona, Yuri I Arshavsky, Mikhail I Rabinovich y Allen I Selverston (2004). “Dual sensory-motor function for a molluscan statocyst network”. En: *J. Neurophysiol.* 91.1, págs. 336-345.
- (oct. de 2005). “The role of sensory network dynamics in generating a motor program.” En: *J. Neurosci.* 25.42, págs. 9807-15. ISSN: 1529-2401. DOI: [10.1523/JNEUROSCI.2249-05.2005](https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2249-05.2005). URL: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16237184>.
- Mcnab, Fiona y Jesper Tegne (2009). “Mechanism for top-down control of working”. En: Natschläger, T, W Maass y H Markram (2002). “The “Liquid Computer”: A novel strategy for real-time computing on time series”. En: *Spec. Issue Found. I nformation Process. {TELEMATIK}* 8.1, págs. 39-43.
- Panchin, Y V, L B Popova, T G Deliagina, G N Orlovsky e Y I Arshavsky (1995). “Control of locomotion in marine mollusk Clione limacina VIII. Cerebro pedal neurons”. En: *J. Neurophysiol.* 73.5, págs. 1912-1923.
- Rabinovich, Mikhail I, Valentin S Afraimovich, Christian Bick y Pablo Varona (mar. de 2012). “Information flow dynamics in the brain.” En: *Phys. Life Rev.* 9.1, págs. 51-73. ISSN: 1873-1457. DOI: [10.1016/j.plrev.2011.11.002](https://doi.org/10.1016/j.plrev.2011.11.002). URL: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22119154>.
- Rabinovich, Mikhail I, Ramón Huerta, Pablo Varona y Valentin S Afraimovich (mayo de 2008). “Transient cognitive dynamics, metastability, and decision making.” En: *PLoS*

- Comput Biol* 4.5, e1000072. DOI: [10.1371/journal.pcbi.1000072](https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1000072). URL: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pcbi.1000072>.
- Rabinovich, Mikhail I y Pablo Varona (2011). “Robust transient dynamics and brain functions”. En: *Front. Comput. Neurosci.* 5.June, pág. 24. DOI: [10.3389/fncom.2011.00024](https://doi.org/10.3389/fncom.2011.00024). URL: <http://dx.doi.org/10.3389/fncom.2011.00024>.
- Rabinovich, Mikhail, Pablo Varona, Allen Selverston y Henry Abarbanel (nov. de 2006). “Dynamical Principles in Neuroscience”. En: *Rev. Mod. Phys.* 78.4, págs. 1213-1265. ISSN: 0034-6861. DOI: [10.1103/RevModPhys.78.1213](https://doi.org/10.1103/RevModPhys.78.1213). URL: <http://link.aps.org/doi/10.1103/RevModPhys.78.1213>.
- Rabinovich, Misha, Ramon Huerta y Gilles Laurent (2008). “Transient dynamics for neural processing”. En: *Science* (80-. ). 321.5885, págs. 48-50. ISSN: 0036-8075. DOI: [10.1126/science.1155564](https://doi.org/10.1126/science.1155564). URL: <http://dx.doi.org/10.1126/science.1155564>.
- Rabinovich, M, A Volkovskii, P Lecanda, R Huerta, H D I Abarbanel y G Laurent (jul. de 2001). “Dynamical Encoding by Networks of Competing Neuron Groups: Winnerless Competition”. En: *Phys. Rev. Lett.* 87.6, pág. 68102. DOI: [10.1103/PhysRevLett.87.068102](https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.87.068102). URL: <http://link.aps.org/doi/10.1103/PhysRevLett.87.068102>.
- Rieke, F., D. Warland, R. De Ruyter Van Steveninck y W. Bialek (1997). *Spikes: Exploring the Neural Code*. Vol. 20, xvi, 395 p. ISBN: 0262181746.
- Stopfer, Mark, Vivek Jayaraman y Gilles Laurent (2003). “Intensity versus identity coding in an olfactory system”. En: *Neuron* 39, págs. 991-1004. ISSN: 08966273. DOI: [10.1016/j.neuron.2003.08.011](https://doi.org/10.1016/j.neuron.2003.08.011).
- Tognoli, Emmanuelle y J. a Scott Kelso (ene. de 2014). “The Metastable Brain”. En: *Neuron* 81.1, págs. 35-48. ISSN: 1097-4199. DOI: [10.1016/j.neuron.2013.12.022](https://doi.org/10.1016/j.neuron.2013.12.022). URL: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/24411730>.
- Trappenberg, Thomas P (2002). *Fundamentals of Computational Neuroscience*, pág. 400. ISBN: 0198515839. DOI: [10.5860/CHOICE.40-2778](https://doi.org/10.5860/CHOICE.40-2778).
- Varona, Pablo, Mikhail I. Rabinovich, Allen I. Selverston y Yuri I. Arshavsky (sep. de 2002). “Winnerless competition between sensory neurons generates chaos: A possible mechanism for molluscan hunting behavior”. En: *Chaos* 12.3, págs. 672-677. ISSN: 1089-7682. DOI: [10.1063/1.1498155](https://doi.org/10.1063/1.1498155). URL: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12779595>.
- Venaille, Antoine, Pablo Varona y Mikhail I. Rabinovich (jun. de 2005). “Synchronization and coordination of sequences in two neural ensembles”. En: *Phys. Rev. E - Stat. Nonlinear, Soft Matter Phys.* 71.6, pág. 061909. ISSN: 1539-3755. DOI: [10.1103/PhysRevE.71.061909](https://doi.org/10.1103/PhysRevE.71.061909). URL: <http://link.aps.org/doi/10.1103/PhysRevE.71.061909>.
- Ziegel, Eric, William Press, Brian Flannery, Saul Teukolsky y William Vetterling (nov. de 1987). *Numerical Recipes: The Art of Scientific Computing*. Vol. 29. 4, pág. 501. ISBN: 0521431085. DOI: [10.2307/1269484](https://doi.org/10.2307/1269484). URL: <http://www.jstor.org/stable/1269484?origin=crossref>.